



UNIVERSIDADE DA CORUÑA



TESIS DOCTORAL

**Caracterización del oso pardo  
(*Ursus arctos* L.) fósil en  
el NW de la Península Ibérica:  
datos morfométricos y moleculares**

Ana García Vázquez

Septiembre 2015

Dña. Aurora Grandal d'Anglade, Profesora Titular de Universidad en el área de Paleontología del Instituto Universitario de Xeoloxía de la Universidade da Coruña

Y

Dña. Gloria González Fortes, Investigadora Contratada en el Dipartimento di Biologia ed Evoluzione de la Universidad de Ferrara (Italia)

#### CERTIFICAN

Que la presente Memoria, titulada "*Caracterización del oso pardo (Ursus arctos L) fósil en el NW de la Península Ibérica: datos morfométricos y moleculares*" que presenta **Dña Ana García Vázquez** para optar al grado de Doctora por la Universidade da Coruña fue realizada bajo nuestra supervisión y dirección.

Considerando que representa trabajo de Tesis, autorizamos su presentación defensa en el Instituto Universitario de Xeoloxía "Isidro Parga Pondal" de la Universidade da Coruña.

Para que así conste, firmamos el presente certificado.

A Coruña, 20 de septiembre de 2015

Dra. Aurora Grandal d'Anglade

Dra. Gloria González Fortes

## RESUMEN

El Oso Pardo (*Ursus arctos* LINNAEUS 1758) es un úrsido de amplia distribución geográfica que abarca Eurasia y América, aunque en la actualidad sus poblaciones están fragmentadas en pequeños núcleos, sobre todo en Eurasia. En la Península Ibérica perviven dos poblaciones, la cantábrica y la pirenaica, y sólo gracias a los mecanismos de protección establecidos por distintos organismos nacionales y autonómicos. No fue así en el pasado, cuando la especie tenía una distribución más amplia y continua.

En este trabajo se estudian los restos fósiles de oso pardo del NW de la península Ibérica (principalmente Galicia y Asturias) procedentes de diversos yacimientos en cavidades cársticas. Las dataciones radiométricas arrojan edades holocenas para la mayor parte de los yacimientos, si bien en Galicia se localizaron restos del Pleistoceno.

El estudio métrico de los restos ha servido para la caracterización de los individuos en cuanto a talla, edad y sexo, lo que resulta de interés para las interpretaciones posteriores sobre su paleobiología. En líneas generales se observa que la talla de los individuos holocenos es mayor que en los osos actuales de la misma zona geográfica.

Mediante el estudio de isótopos estables en colágeno óseo se determina el tipo de dieta de los individuos estudiados, ya que al tratarse de un animal omnívoro y oportunista, se da la posibilidad de que las diferencias observadas en la talla vengan producidas por diferencias en la alimentación. Sin embargo del estudio isotópico se concluye que ésta no ha variado sustancialmente, y las pequeñas diferencias en valores isotópicos se deben más a particularidades individuales como edad, área geográfica y otros parámetros ambientales.

Finalmente, del estudio de secuencias de ADN mitocondrial de los individuos estudiados y otras disponibles en la literatura se observa que, a diferencia de lo que algunos autores habían propuesto, la Península Ibérica no parece haber sido un refugio durante el último máximo glacial para esta especie, sino que el patrón de recolonización holocena es más complejo que lo que tradicionalmente se venía suponiendo.

## ABSTRACT

The brown bear (*Ursus arctos* LINNAEUS 1758) is an ursid with a broad geographic distribution covering Eurasia and America, although currently its populations are fragmented in small groups, especially in Eurasia. Two populations, the Cantabrian and the Pyrenean ones, survive at present in the Iberian Peninsula, and only thanks to the protection mechanisms established by various national and regional agencies. Not so in the past, when the species had a wider and continuous distribution.

In this thesis the fossil brown bear from NW of the Iberian Peninsula (mainly Galicia and Asturias) from various sites in karst cavities are studied. Radiometric dating yielded Holocene age for most of the deposits, although in Galicia some Pleistocene remains were found.

The metric study of the remains served to characterize the individuals in terms of size, age and sex, which is of interest for subsequent interpretations of their palaeobiology. In general terms, the size of the Holocene individuals is higher than in current bears of the same geographical area.

The study of stable isotopes in bone collagen allows to determine the type of diet of the individuals studied, since being an omnivorous and opportunistic animal, exists the possibility that the differences in size were caused by differences in their feeding type. However the isotopic study concludes that it has not substantially changed, and the observed small differences in isotopic values are due more to individual characteristics such as age, geographic area and other environmental parameters.

Finally, the study of mitochondrial DNA sequences of these individuals and others available in the literature shows that, unlike what some authors had proposed, the Iberian Peninsula does not seem to have been a refuge during the last glacial maximum for this species, but the pattern of Holocene recolonization is more complex than traditionally assumed.



# ÍNDICE

## Capítulo 1. Introducción y objetivos

1.1. Introducción .....	2
1.1.1. Los macromamíferos cuaternarios en el NW de la Península Ibérica .....	2
1.1.2. El oso pardo fósil en el NW de la Península Ibérica .....	3
1.2. Objetivos de este trabajo .....	4
1.3. Bibliografía .....	5

## Capítulo 2. El área y el material de estudio

2.1. Introducción geológica .....	11
2.2. Cuevas estudiadas .....	11
2.2.1. Galicia .....	12
2.2.1.1. Arcoia .....	12
2.2.1.2. O Eixe .....	17
2.2.1.3. Longo de Meu .....	20
2.2.1.4. Pena Paleira .....	21
2.2.1.5. Purruñal II .....	24
2.2.1.6. Cova dos Saballeiros .....	27
2.2.1.7. Sumio de Casares .....	27
2.2.1.8. A Tara .....	27
2.2.1.9. Tarelo .....	29
2.2.1.10. A Valiña .....	33
2.2.2. Asturias .....	34
2.2.2.1. La Canal Fuerte .....	34
2.2.2.2. Pozu La Cigacha .....	35
2.2.2.3. El Cincho de Valdejorada .....	36

2.2.2.4. Cuetu Blanco .....	36
2.2.2.5. La Sima de los Osos de Somiedo.....	39
2.2.2.6. Pozo Toneyo (Red de Toneyo) .....	40
2.2.2.7. Pozu La Veiga'l Retuertu .....	41
2.2.3. Cantabria.....	42
2.2.3.1. Gonzalo Palomar.....	42
2.2.4. León .....	42
2.2.4.1. La Braña-Arintero.....	42
2.2.5. Pirineos .....	43
2.2.5.1. Coume-Nère.....	43
2.3. Oso Pardo actual y subactual .....	43
2.3.1. Facultad de Veterinaria de León.....	43
2.3.2. Instituto de Historia, Centro de Ciencias Humanas y Sociales del CSIC .....	45
2.3.3. Museo de Ciencias Naturales de Barcelona .....	46
2.4. Cuadro resumen del material estudiado.....	47
2.3. Bibliografía .....	48

### **Capítulo 3. Encuadre cronológico y geográfico**

3.1. Dataciones radiométricas.....	51
3.2. Ecología de la hibernación del oso pardo y sesgos en el registro fósil .....	52
3.3. Distribución del oso pardo en la Península Ibérica en el Pleistoceno Superior y el Holoceno. .....	54
3.3.1. Antecedentes.....	55
3.3.2. Estudio bibliográfico .....	56
3.3.3. Tipos de yacimientos .....	64
3.3.4. Distribución del oso pardo en la Península Ibérica .....	64
3.4. Relación del oso pardo y el oso de las cavernas .....	68
3.4.1. Competencia interespecífica entre los dos úrsidos.....	68

3.4.2. El oso pardo y el oso de las cavernas en O Courel. ....	70
3.5. Conclusiones.....	73
3.6. Bibliografía .....	75

## Capítulo 4. Caracterización métrica

4.1. Introducción .....	89
4.2. Material y métodos .....	90
4.3. Resultados y discusión .....	90
4.3.1. Esqueleto axial.....	91
4.3.1.1. Cráneo.....	91
4.3.1.2. Maxila.....	98
4.3.1.3. Cráneo y maxila.....	98
4.3.1.5. Primer incisivo superior .....	99
4.3.1.5. Segundo incisivo superior .....	99
4.3.1.6. Tercer incisivo superior.....	99
4.3.1.7. Canino superior.....	99
4.3.1.8. Premolares superiores.....	101
4.3.1.9. Primer molar .....	103
4.3.1.10. Segundo molar.....	103
4.3.1.11. Mandíbula.....	104
4.3.1.12. Primer incisivo inferior.....	105
4.3.1.13. Segundo incisivo inferior .....	106
4.3.1.14. Tercer incisivo inferior .....	106
4.3.1.15. Canino inferior .....	106
4.3.1.16. Premolares inferiores .....	108
4.3.1.17. Primer molar inferior .....	109
4.3.1.18. Segundo molar inferior.....	110

4.3.1.19. Tercer molar inferior.....	110
4.3.1.20. Atlas .....	111
4.3.1.21. Axis.....	111
4.3.2. Esqueleto apendicular: miembro anterior .....	111
4.3.2.1. Escápula .....	111
4.3.2.2. Húmero .....	112
4.3.2.3. Ulna.....	114
4.3.2.4. Radio .....	114
4.3.2.5. Escafolunar .....	116
4.3.2.6. Piramidal .....	116
4.3.2.7. Pisiforme .....	117
4.3.2.8. Trapecio .....	117
4.3.2.9. Hueso grande.....	117
4.3.2.10. Trapezoide .....	117
4.3.2.12. Metacarpianos.....	118
4.3.3. Esqueleto apendicular: miembro posterior .....	118
4.3.3.1. Pelvis .....	118
4.3.3.2. Fémur.....	119
4.3.3.3. Tibia.....	121
4.3.3.4. Fíbula.....	123
4.3.3.5. Rótula.....	123
4.3.3.6. Sesamoideos .....	123
4.3.3.7. Astrágalo .....	123
4.3.3.8. Calcáneo.....	124
4.3.3.9. Cuboide.....	124
4.3.3.10. Escafoide .....	124
4.3.3.11. Primer cuneiforme.....	124

4.3.3.12. Segundo cuneiforme.....	124
4.3.3.13. Tercer cuneiforme .....	125
4.3.3.14. Metatarsianos.....	125
4.3.3.15. Falanges .....	128
4.3.4. Descripción de los individuos .....	129
4.3.4.1. A Valiña .....	129
4.3.4.2. Arcoia .....	131
4.3.4.3. Cincho de Valdeorada.....	132
4.3.4.4. Cuetu Blanco .....	132
4.3.4.5. Gonzalo Palomar.....	133
4.3.4.6. La Canal Fuerte .....	134
4.3.4.7. O Eixe .....	136
4.3.4.8. Pena Paleira .....	136
4.3.4.9. Pozo La Veiga'l Retuertu .....	138
4.3.4.10. Pozo Toneyo .....	139
4.3.4.11. Pozu La Cigacha.....	139
4.3.4.12. Purruñal .....	140
4.3.4.13. Saballeiros.....	141
4.3.4.15. La Sima de los Osos de Somiedo.....	142
4.3.4.16. Sumio de Casares.....	144
4.3.4.17. Tarelo .....	144
4.3.4.18. Osos actuales .....	146
4.4. Conclusiones.....	149
4.5. Bibliografía .....	151

## Capítulo 5. Estudio de la evolución de la dieta del oso pardo mediante isótopos estables

5. 1. Introducción .....	156
5.1.1. Aproximaciones a la dieta de animales extintos .....	156
5.1.2. La dieta del oso pardo actual .....	157
5.1.3. Estudios de dieta a partir de los isótopos estables de C y N .....	159
5.1.4. Fuentes de variación de las señales isotópicas .....	161
5.1.5. Objetivos de este estudio .....	162
5.2. Material y métodos .....	162
5.2.1. Colágeno óseo .....	162
5.2.2. Queratina capilar .....	163
5.2.3. Plantas .....	164
5.2.4. Contenido estomacal.....	164
5.2.5. Curva de variación de $\delta^{13}\text{C}$ .....	165
5.3. Resultados .....	166
5.3.1. Colágeno óseo .....	166
5.3.1.1. Análisis elemental.....	166
5.3.1.2. Calidad del colágeno extraído.....	170
5.3.1.3 Corrección de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ .....	172
5.3.1.4. Resultados del análisis isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en osos fósiles.....	172
5.3.2. Queratina capilar .....	174
5.3.2.1. Conservación de la queratina capilar .....	174
5.3.2.2. Corrección de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ .....	177
5.3.2.3. Resultados del análisis isotópico .....	177
5.3.3. Otros resultados .....	178
5.4. Discusión .....	179
5.4.1. Las señales isotópicas y la dieta .....	179
5.4.1.1. Dieta de los osos cantábricos y pirenaicos actuales.....	179

5.4.1.2. Comparación entre los osos actuales y los fósiles.....	180
5.4.1.3. Comparación con osos Grizzlies americanos.....	183
5.4.2. Otros factores que pueden influir en las señales isotópicas .....	184
5.4.2.1. Influencia de la edad de los individuos.....	184
5.4.2.2. Influencia del sexo .....	186
5.4.2.3. Influencia de la altitud del territorio.....	187
5.4.3. Evolución en el tiempo de las señales isotópicas.....	188
5.4.3.1. Los osos de la Península Ibérica.....	189
5.4.3.2. Comparación con otros osos fósiles de otras poblaciones.....	192
5.5. Casos particulares de individuos patológicos .....	200
5.5.1. El oso de Purruñal.....	200
5.5.2. El oso de Quirós.....	202
5.6 Conclusiones.....	204
5.7. Bibliografía .....	206

## **Capítulo 6. Filogeografía del Oso Pardo. Nuevos modelos a distintas escalas**

6.1. Introducción .....	219
6.1.1. El uso del ADN mitocondrial como indicativo de la filogeografía de las especies ...	219
6.1.2. Filogeografía del oso pardo: estado de la cuestión.....	221
6.1.3. Objetivos de este estudio .....	225
6.2. Material y métodos .....	226
6.2.1. Material biológico.....	226
6.2.2. Extracción de ADN y secuenciación.....	226
6.2.3. Compilación de la base de datos de ADNmt .....	227
6.3. Resultados .....	231
6.3.1. Haplotipos identificados.....	231
6.3.2. El Oso pardo de la península ibérica .....	232

6.3.2.1. Haplotipos presentes en la Península Ibérica.....	232
6.3.2.2. Cronología de los haplotipos .....	233
6.3.3. Haplotipos pleistocenos foráneos.....	235
6.4. Discusión .....	237
6.4.1. Un nuevo escenario para la expansión del oso pardo.....	237
6.4.1.1. Origen del oso pardo .....	237
6.4.1.2. Dispersión del oso pardo: modelo de salidas recurrentes desde Asia .....	238
6.4.1.3. Soportes del modelo.....	240
6.4.2. El Clado 1 en Europa occidental tras el LGM.....	253
6.4.2.1. Hipótesis iniciales sobre el origen y evolución del clado 1.....	253
6.4.2.2. Conjugando los datos genéticos y la cronología.....	255
6.4.2.3. ¿Se expandió realmente el oso pardo a partir de un refugio ibérico? .....	263
6.4.2.4. Simulaciones e hipótesis sobre refugios glaciares en la Europa Atlántica .....	264
6.4.2.5. El subclado 1b. ....	267
6.4.3. El oso pardo ibérico en la actualidad: problemática sobre su origen .....	268
6.4.3.1. El oso pardo pirenaico .....	268
6.4.3.2. El oso pardo cantábrico .....	269
6.5. Conclusiones.....	272
6.6. Bibliografía .....	273
 <b>ANEXO I</b> .....	 285
 <b>ANEXO II</b> .....	 423



## CAPÍTULO 1

# INTRODUCCIÓN y OBJETIVOS



## 1.1. Introducción

### 1.1.1. Los macromamíferos cuaternarios en el NW de la Península Ibérica

El estudio de la fauna de macromamíferos en yacimientos pleistocenos y holocenos es uno de los pilares para la reconstrucción de los ecosistemas Cuaternarios. En el NW de la Península Ibérica, la naturaleza del sustrato litológico determina la localización de restos fósiles, al existir una clara asociación entre los yacimientos de macromamíferos fósiles y los afloramientos calizos, más abundantes en el oriente de Asturias y escasos en Galicia (Parga Pondal *et al.*, 1982; Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997).

La particular configuración orográfica del área Cantábrica, con una cadena montañosa paralela a la costa y a escasa distancia del nivel del mar actual, también influye en la distribución de los conjuntos faunísticos, ya que determina y limita las posibles áreas de ocupación. La influencia de las oscilaciones climáticas pleistocenas en la distribución de las faunas de macromamíferos ha sido ampliamente mencionada (Hewitt, 1996, 1999, 2000; Taberlet *et al.*, 1998; Stewart & Lister, 2001). Cada enfriamiento climático, y consiguiente avance de los frentes glaciares, motivó la llegada a la Península de nuevos contingentes que encontrarían en la Cadena Cantábrica (Pirineos y Cordillera Cantábrica) una importante barrera geográfica para su expansión, mientras que el descenso del nivel del mar abriría un amplio territorio en la plataforma continental emergida; territorio a ocupar o a través del cual desplazarse, que se ha denominado “corredor norte” (Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997; López-Gonzalez, 2003; Álvarez-Lao & García, 2010, 2011).

Existe un notable gradiente E-W en cuanto a la presencia y abundancia de las especies adaptadas al frío, como el reno (*Rangifer tarandus*), el antílope Saiga (*Saiga tatarica*), el zorro polar (*Alopex lagopus*), el rinoceronte lanudo (*Coelodonta antiquitatis*) o el mamut (*Mamuthus primigenius*), de modo que, si todos ellos abundan en los yacimientos del País Vaco, en Galicia sólo se encontraron de manera puntual estos dos últimos representantes de las llamadas “faunas frías” (Torre Enciso, 1962; Fernández, 2010; Fábregas Valcarce *et al.*, 2012).

Entre las especies que encuentran su óptimo en climas menos extremados, se encuentra un gran número de ungulados como son el Ciervo (*Cervus elaphus*), corzo (*Capreolus capreolus*), rebeco (*Rupicapra rupicapra*), cabra montés (*Capra hircus*), grandes bóvidos (*Bison/Bos*), caballo (*Equus ferus*), Rinoceronte de Merck (*Dihoplus kirchbergensis*) ... que se distribuyen generalizadamente por toda la zona estudiada (Altuna, 1972; Gómez-Tabanera García, 1972; Fernández *et al.*, 1993; Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997; López-Gonzalez, 2003; Pinto Llona *et al.*, 2006; Fábregas Valcarce *et al.*, 2009).

Los grandes carnívoros pleistocenos también se encuentran bien representados en toda la zona, por tratarse de especies depredadoras que no dependen especialmente del clima. Así, la hiena de las cavernas (*Crocota crocuta spelaea*), el lobo (*Canis lupus*), el leopardo (*Panthera pardus*) o el león de las cavernas (*Panthera leo spelaea*) se citan prácticamente en toda la zona (Altuna, 1972; Gómez-Tabanera García, 1972; Fernández, 2010; Fábregas Valcarce *et al.*, 2012).

Mención aparte merecen los úrsidos, ampliamente representados por el oso de las cavernas (*Ursus spelaeus*) por todo el norte peninsular (Altuna, 1972; de Torres Pérez-Hidalgo, 1984), y el oso pardo (*Ursus arctos*) que es objeto de estudio en esta Tesis Doctoral.

### **1.1.2. El oso pardo fósil en el NW de la Península Ibérica**

Las menciones más antiguas de restos de oso pardo fósil o subfósil en el NW peninsular (Asturias y Galicia) son del yacimiento arqueológico de la cueva de La Paloma (Asturias) (Castaños, 1980). En Galicia, el primer yacimiento estudiado es de la cueva de Purruñal (de Torres Pérez-Hidalgo, 1983). Estos restos formarían posteriormente parte de la tesis de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) que recoge más menciones a cuevas asturianas (La Bodega, La Llanera, Cueva Noruega). Posteriormente, Altuna (1986) y de Torres *et al.* (1991) añaden a La Riera y a El Llau a la lista de cuevas de Asturias.

Ya en los años 90, Grandal-d'Anglade (1991) revisa los fondos del Museo Provincial de Lugo. Allí registra restos de oso pardo en la cueva de Furada dos Cas, de la colección de Villaamil y Castro, que data del año 1870. También encuentra restos de oso pardo en la colección de A Valiña, recogidos en 1962 por Vázquez Seijas, en A Cova da Venta y en una mezcla de dos yacimientos: Savalleiro y Praducelos. Posteriormente, Fernández Rodríguez & Ramil Rego (1995) vuelven a acceder a la colección del Museo de Lugo, y realizan algunas correcciones sobre el trabajo de Grandal-d'Anglade (1991). El resto identificado como *Ursus arctos* de A Valiña lo atribuyen a *Ursus spelaeus*, e identifican otro resto nuevo como de oso pardo, además de otros nuevos descritos como *Ursus spelaeus* y *Ursus sp.* En este trabajo logran independizar los restos de las cuevas de Savalleiro y Praducelos, y no nombran al oso pardo entre los restos de ambas cuevas. Como nuevo yacimiento se menciona A Cova do Eixe, cuyos huesos se recogieron en 1980 por Luzón Nogué y Sánchez-Palencia Ramos. La Cueva de A Valiña por su parte, sería objeto de nuevas excavaciones (Llana Rodríguez *et al.*, 1991; Fernández *et al.*, 1993), aunque muchos de los restos de úrsidos encontrados se identificaron como *Ursus sp.*

A finales de los años 90, Pinto Llona (1999) excava la Sima de los Osos de Somiedo (Asturias), un excepcional yacimiento que funcionó como trampa para osos pardos holocenos. Estos restos junto los de otras cuevas como La Canal Fuerte, Pozu la Veiga'l Retuertu y Pozu La Cigacha, se estudian en Pinto Llona *et al.* (2005). También en esta época se nombra una nueva cueva en Galicia, la cueva de Tarelo, en O Courel, cuyos restos se datan en el Holoceno (Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997)

Dentro del marco de esta tesis se describieron nuevos yacimientos con restos de oso pardo en la zona de la Sierra de O Courel (A Tara, Arcoia, Longo de Meu, Pena Paleira y Sumio de Casares) (García-Vázquez & Grandal-d'Anglade, 2010; García-Vázquez *et al.*, 2011a, 2011b, 2015) y se estudiaron nuevos restos procedentes de cuevas asturianas de la colección de la Dra. Pinto Llona (El Cincho de Valdejorada, Cuetu Blanco y Pozo Toneyo).

El Norte de Portugal es todavía el gran desconocido en el conjunto del NW de la Península Ibérica. Aun sabiendo que el oso pardo habitó las sierras del NE de Portugal hasta hace décadas (Grande del Brío *et al.*, 2002), sólo Cardoso (1993) registra un yacimiento con restos de esta especie, la cueva de Lorga de Dine.

## 1.2. Objetivos de este trabajo

El objetivo principal del presente trabajo es la caracterización de la población fósil de osos pardos del Noroeste de la Península Ibérica. Para ello se fusionan métodos más tradicionales del estudio de fósiles con otros desarrollados en las últimas décadas como el análisis de la dieta por medio de los isótopos estables o el ADN antiguo, que ofrecen datos de gran interés acerca de los individuos, que por el sólo estudio de la morfología serían difíciles de conocer. Los objetivos de esta Tesis son los siguientes:

- Estudiar nuevos yacimientos de osos pardos en el NW de la Península Ibérica.
- Realizar una revisión bibliográfica para localizar los yacimientos de oso pardo en la Península Ibérica, y así conocer su distribución geográfica en el pasado.
- Caracterizar cronológicamente los restos estudiados por medio de dataciones de  $^{14}\text{C}$ .
- Caracterizar métricamente los restos para reconocer sexos, tallas, edades, etc.
- Estudiar de la dieta del oso pardo fósil mediante el método de los isótopos estables y compararlo con los osos pardos actuales de la Península Ibérica.
- Realizar un estudio filogeográfico del oso pardo fósil del NW de la Península Ibérica por medio del estudio de la región control del ADNmt para saber si la Península Ibérica actuó como refugio glacial para esta especie, detectar migraciones, substituciones de poblaciones, etc.

### 1.3. Bibliografía

- Altuna J. (1972) *Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa, con catalogo de los mamíferos cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo occidental*. Sociedad de Ciencias, Aranzadi, San Sebastian.
- Altuna J. (1986) The mammalian faunas from the prehistoric site of La Riera. *Antropological Research Paper*, **36**, 237–274.
- Álvarez-Lao D.J. & García N. (2010) Chronological distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, **212**, 120–128.
- Álvarez-Lao D.J. & García N. (2011) Geographical distribution of Pleistocene cold-adapted large mammal faunas in the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, **233**, 159–170.
- Cardoso J.L. (1993) *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Plistocénico Superior de Portugal*. Câmara Municipal de Oeiras, Sintra.
- Castaños P. (1980) La macrofauna de la cueva de La Paloma (Pleistoceno terminal de Asturias). *La Cueva de La Paloma. Soto de Las Regueras. (Asturias)* (ed. by M. Hoyos Gómez, M.I. Martínez Navarrete, T. Chapa Brunet, P. Castaños, and F.B. Sanchíz), pp. 65–100. Ministerio de Cultura,
- Fábregas Valcarce R., Alonso Fernández S., Ameijenda Iglesias A., Grandal-d'Anglade A., Lazuén Fernández T., de Lombera Hermida A., Pérez Alberti A., Pérez Rama M., Rodríguez Álvarez X.P., Rodríguez Rellán C., Serna González M.R., & Terradillos Be M. 2009 (2009) Novos resultados das intervencións arqueolóxicas no sur lucense. Os xacementos paleolíticos da Depresión de Monforte (Monforte de Lemos), Cova Eirós (Triacastela) e Valdavara (Becerreá). *Gallaecia*, **28**, 431–440.
- Fábregas Valcarce R., de Lombera Hermida A., Serna González M.R., Vaquero Rodríguez M., Pérez Rama M., Grandal-d'Anglade A., Rodríguez Álvarez X.P., Alonso Fernández S., & Ameijenda Iglesias A. (2012) Ocupacións prehistóricas e históricas nas cavidades das serras orientais galegas: Cova de Eirós (Triacastela) e Valdavara (Becerreá). *Gallaecia*, **31**, 17–45.
- Fernández C. (2010) El registro de Hienas y otros carnívoros en la Cueva de A Valiña (Lugo, España). *Zona Arqueológica*, **13**, 310–319.
- Fernández C., Ramil P., Martínez A., Rey J.M., & Peña P. (1993) La cueva de A Valiña (Castroverde, Lugo): Aproximación estratigráfica, paleobotánica y paleontológica al Paleolítico Superior Inicial de Galicia. *Medios sedimentarios. Cambios ambientales. Hábitat humano* (ed. by M.P. Fumanal and J. Bernabeu), pp. 159–165. Estudios sobre Cuaternario, Valencia.
- Fernández Rodríguez C. & Ramil Rego P. (1995) Catálogo y revision crítica de las colecciones faunísticas del Museo Provincial de Lugo. *Boletín do Museo Provincial de Lugo*, **7**, 189–218.
- García-Vázquez A., Gorosquieta A.V., & Grandal-d'Anglade A. (2011a) El clima holoceno a través de las paleodietas del oso pardo (*Ursus*). *Viajando a Mundos Preteritos*, 131–143.

- García-Vázquez A. & Grandal-d'Anglade A. (2010) Comparacion de la dieta de *Ursus arctos* fósil de Galicia con Grizzlies actuales utilizando isótopos estables ( $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$ ). *Cidaris*, **30**, VIII E, 139–144.
- García-Vázquez A., Grandal-d'Anglade A., Vaqueiro Rodríguez M., & Vidal Romaní J.R. (2011b) On the relation between cave and brown bears in O Courel Sierra (Galicia, NW Spain). *Quaternaire, Hors-série, Hors-série*, 59–69.
- García-Vázquez A., Pinto Llona A.C., González-Fortes G.M., & Grandal-d'Anglade A. (2015) Distribución y cronología del oso pardo (*Ursus arctos* L.) en la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior y Holoceno. *Spanish Journal of Palaeontology*, **30**, 161–184.
- Gómez-Tabanera García J.M. (1972) Prehistoria del solar astur. *Archivum: Revista de la Facultad de Filología*, **22**, 417–472.
- Grandal-d'Anglade A. (1991) Revision de los fondos paleontológicos del Museo Provincial de Lugo: nuevos datos sobre fauna cuaternaria de Galicia. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **16**, 23–35.
- Grandal-d'Anglade A., López-Gonzalez F., & Vidal Romaní J.R. (1997) Condicionantes en la distribución de macromamíferos en Galicia (NW Península Ibérica) durante el Cuaternario superior. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **22**, 43–66.
- Grande del Brío R., Hernando Ayala A., & Piñeiro Maceiras J. (2002) *El Oso Pardo en el noroeste peninsular*. Amaru Ediciones, Salamanca.
- Hewitt G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**, 907–913.
- Hewitt G.M. (1996) Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **52**, 247–276.
- Hewitt G.M. (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 87–112.
- Llana Rodríguez C., Soto Barreiro M.J., Fernández Rodríguez C., Martínez Cortizas A., Pumarejo Gómez P., Villar Quintero R., & López-Felpeto M.A. (1991) *Cova da Valiña. Un xacemento do Paleolítico Superior inicial de Galicia (Campañas de 1987 e 1988)*. Xunta de Galicia, A Coruña.
- López-Gonzalez F. (2003) *Paleontology and Taphonomy of Pleistocene macromammals of Galicia (NW Iberian Peninsula)*. Serie Nova Terra, 22, O Castro.
- Parga Pondal I., Vegas R., & Marcos A. (1982) *Mapa Xeolóxico do Macizo Hespérico, Escala 1: 500.000*. Laboratorio Xeoloxico de Laxe (Publicacións da Área de Xeoloxía e Minería do Seminario de Estudos Gallegos),
- Pinto Llona A.C. (1999) La Sima de los Osos de Somiedo (Asturias): Campañas de excavacion de 1997 y 1998. *Excavaciones Arqueológicas en Astiurias: 1995-1998* pp. 25–29. Consejería de Cultura del Principado de Asturias,

- Pinto Llona A.C., Andrews P.J., & Etcheberry F. (2005) *Tafonomía y Paleoecología de Úrsidos Cuaternarios Cantabricos*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo.
- Pinto Llona A.C., Pellejero Usón I., & Val Molina S. (2006) El rinoceronte fósil del “Pozo La Peruya” (Onís, Asturias). *Sautuola*, **XII**, 409–420.
- Stewart J.R. & Lister A.M. (2001) Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 608–613.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., & Cosson J.-F. (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**, 453–464.
- Torre Enciso E. (1962) Hallazgo de dos molares de Mamut en una cantera de Buján (Lugo). *Notas y Comunicaciones. Instituto Geológico y Minero de España*, **65**, 111–118.
- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1983) Fauna cavernícola cuaternaria gallega. Datos sobre ursidos de la provincia de Lugo (Galicia, España). *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **6**, 89–97.
- De Torres Pérez-Hidalgo T.J. (1984) *Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas,
- De Torres T., Mansilla H., García Cortes Á., & Quintero I. (1991) Los osos del Pleistoceno Europeo. *Industria Minera*, 49–54.



## CAPÍTULO 2

# EL ÁREA Y EL MATERIAL DE ESTUDIO



## 2.1. Introducción geológica

El área de estudio comprende principalmente la zona oriental de Galicia y el Principado de Asturias. Desde el punto de vista geológico, se encuentra dentro del Macizo Hespérico y más concretamente en las zonas Cantábrica y Asturoccidental-Leonesa definidas por (Julivert *et al.*, 1972) según el trabajo previo de Lotze (1945).

La Zona Asturoccidental Leonesa está formada en casi su totalidad por materiales paleozoicos que se superponen discordantemente sobre un basamento precámbrico que aflora en algunas zonas. Las series paleozoicas tienen una edad comprendida entre el Cámbrico y el Silúrico y consisten principalmente en pizarras y cuarcitas depositadas en un medio marino profundo. En la parte baja de la serie (Cámbrico inferior-medio) se intercalan estrechas unidades calcáreas, como las Calizas de Cándana y de Vegadeo (Parga Pondal *et al.*, 1982), en las cuales se desarrollan las cuevas estudiadas en Galicia.

La parte central de Asturias configura la denominada Zona Cantábrica, con rocas de edad comprendida entre Cámbrico y Carbonífero. Hasta el Devónico superior consta de unidades de calizas, dolomías, areniscas, cuarcitas y lutitas depositadas sobre una plataforma continental marina bastante somera. Las capas más altas representan una sucesión carbonífera con sedimentos que evolucionan de marinos a capas de transición entre el medio marino y continental, donde abundan las capas de carbón. En la parte sur y oriental de Asturias la casi totalidad de rocas carboníferas corresponde a calizas (Aramburu & Bastida, 1995), como las Calizas Griotte y de Montaña, de gran desarrollo, donde se localizan las cuevas de Asturias incluidas en esta Tesis.

## 2.2. Cuevas estudiadas

Los restos óseos estudiados proceden de diversas cuevas del Macizo Cantábrico (Galicia, Asturias y Cantabria), prospectadas con la colaboración de diversos grupos espeleológicos entre aquellas de las que se conocía la existencia de restos óseos visibles. Se han recuperado restos de oso pardo en 17 de ellas. Todos los restos fueron recogidos en superficie salvo en el caso de la Sima los Osos de Somiedo, en la que se realizó excavación paleontológica (Pinto Llona, 1999). La situación de las cuevas se presenta en la Figura 1.

Los restos pertenecientes a A Tara, Arcoia, Purruñal, Sumio de Casares y Tarelo se encontraban depositados en el Instituto de Xeoloxía Isidro Parga Pondal (A Coruña) por diversos grupos de espeleología. Posteriormente, las cuevas de Arcoia, Purruñal y Tarelo se volvieron a prospectar por el grupo espeleológico C.E.T.R.A. Las cuevas que se prospectaron *de novo* para esta Tesis fueron Longo de Meu, O Eixe, Os Saballeiros y Pena Paleira.

Además de estas cuevas, se ha tenido acceso a colecciones procedentes de tres cuevas previamente estudiadas. Los restos de la cueva de A Valiña se encuentran depositados en el Museo de Prehistoria e Arqueoloxía de Vilalba; los de La Braña-Arintero en la Facultad de

Filosofía y Letras de la Universidad de León; y los restos de Coume-Nère fueron puestos a nuestra disposición por Bertrand Valton de la Federación Francesa de Espeleología.

Los restos óseos de las cuevas de Asturias (Sima de los Osos de Somiedo, La Veiga'l Retuertu, La Cigacha, La Braña, La Canal Fuerte, Red de Toneyo, Cuetu Blanco y Cincho de Valdejorada) pertenecen a la colección de la Dra. Pinto Llona situados en el Instituto de Historia del CSIC (Madrid).

A continuación, se describirán las cuevas objeto de esta Tesis, su topografía en los casos en los que esté disponible, y los restos faunísticos que se han encontrado en ellas.

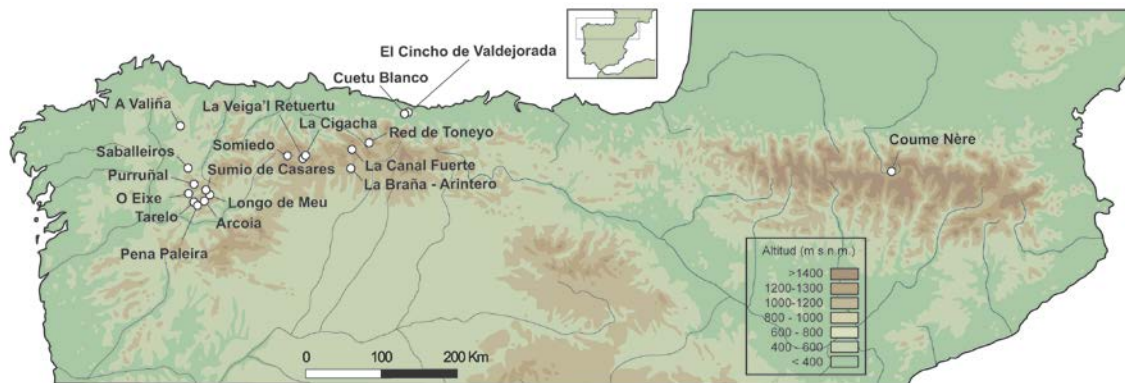


Figura 1. Cuevas con restos de *Ursus arctos* estudiados en esta tesis.

## 2.2.1. Galicia

### 2.2.1.1. Arcoia

Se encuentra en Céramo, Visuña, O Courel (Lugo). La entrada actual se encuentra a 1240 msnm en la vertiente oriental del pico Formigueiros (1642 m). Se encuentra en un desnivel desarrollado por la erosión glacial, como lo demuestra la existencia de bloques erráticos localizados en él. Fue afectado por la dinámica glacial antes de los últimos 40.000 años, que es la edad de los restos más antiguos de oso pardo de la cueva, los cuales se vieron afectados por el colapso parcial de la bóveda en la zona próxima a la entrada original. Hasta tres niveles de conductos sucesivos reconocidos son coetáneos con las posiciones sucesivas del freático y estuvieron activos durante las etapas glaciales (García-Vázquez *et al.*, 2011).

En la “Sala de Espera” (figuras 2 y 3) se han encontrado restos tanto de oso pardo como de oso de las cavernas, ambos de edad pleistocena. También de esta cronología y en esta sala, ha aparecido *Capra pyrenaica*, que se mencionará más adelante. En otra galería diferente se ha encontrado fauna doméstica y restos humanos recientes.

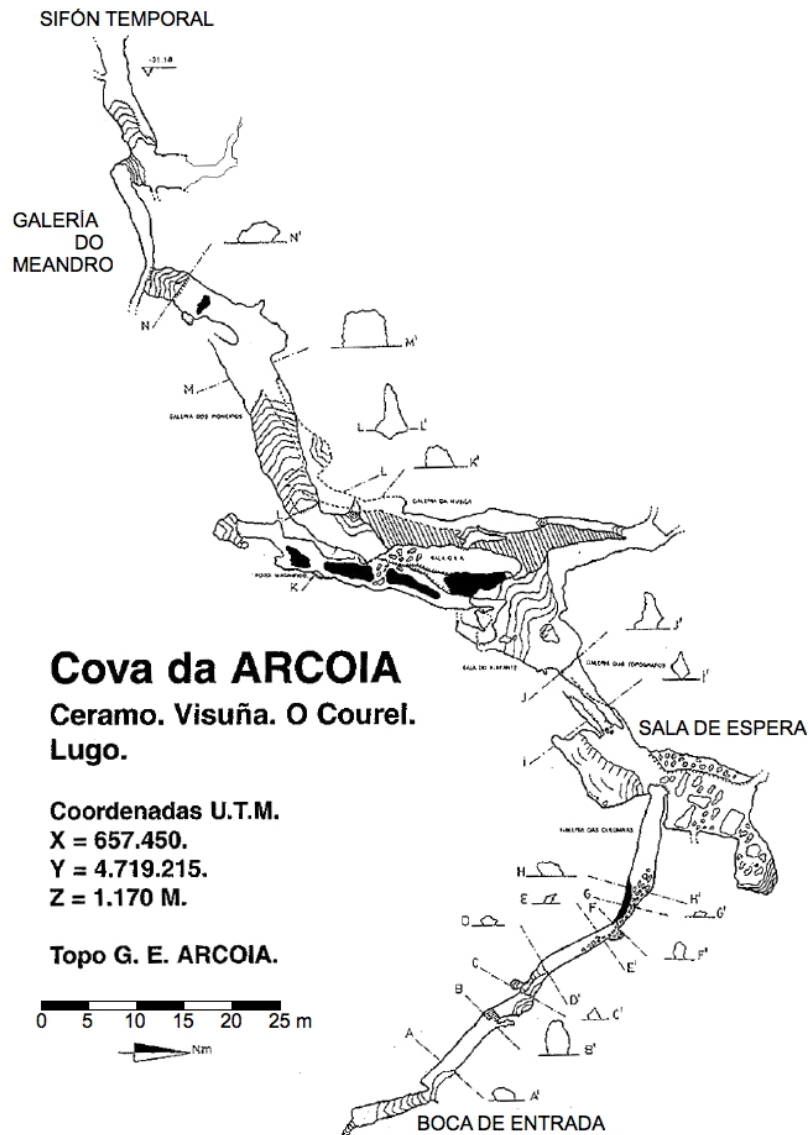


Figura 2. Topografía de la cueva de Arcoia realizada por el Grupo Espeleológico Arcoia.

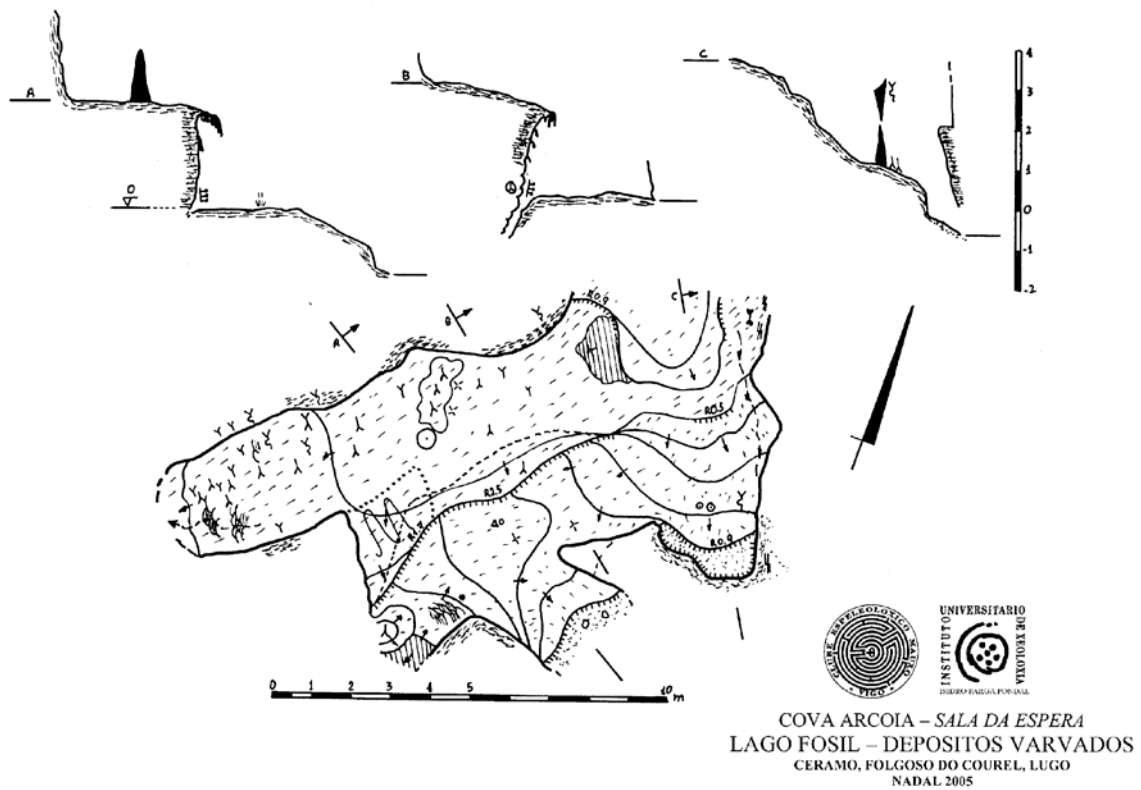


Figura 3. Topografía de la "Sala da Espera", donde aparecieron los restos óseos de úrsidos. Realizada por Grupo Espeleológico Mauxo de Vigo y el Instituto de Xeoloxía Isidro Parga Pondal.



Figura 4. Húmero (ARLU-39) de oso pardo bajo un bloque de piedra resultado del derrumbe del techo (Foto: Marcos Vaqueiro).





**Figura 5.** Interior de la cueva de Arcoia (Foto: Marcos Vaqueiro).



### 2.2.1.2. O Eixe

Esta cavidad está situada en las proximidades de Mercurín (O Courel), a una altitud de 880 m s.n.m. En la actualidad se configura como una cueva de fisura parcialmente colapsada. El desplazamiento y movimiento de los bloques ha dado lugar a una división del espacio en tres espacios principales: una Sala Alta, cuya salida principal es un resalte de 6 m, y en cuya base se acumulan restos óseos; una sala baja estructurada por la colada de bloques procedentes del colapso de la bóveda, con espeleotemas superpuestos, y restos encostrados; una bóveda lateral, parcialmente aislada, con un relleno de bloques de tamaño decimétrico a métrico y en la que se aprecian restos óseos acumulados. En la misma vertiente y con menos de 10 m de diferencia en cota, se localiza una segunda cavidad, marcadamente de colapso con pasajes asociados a los movimientos de bloques suprayacentes. Pendiente de topografía y estudio, todo apunta a que la actual boca de acceso a la cavidad es debido al derrumbe parcial de la bóveda y que no se corresponde con el acceso original (Marcos Vaqueiro, com. pers.).

Nuestras prospecciones paleontológicas dieron como resultado la recuperación de restos óseos de *Cervus elaphus* en la Sala Alta y de *Ursus arctos* en la Sala Baja, ambos de edad holocena. Debajo de estas salas, al desobturar una gatera, se han encontrado restos de *Ursus spelaeus* todavía en estudio. Algunos fragmentos óseos de oso pardo de esta cavidad fueron recuperados en una campaña de prospección arqueológica en los años 80 (Luzón Nogué & Sánchez-Palencia Ramos, 1980), probablemente a partir de los huesos de las extremidades que se encuentran encostrados en la colada. Depositados en el Museo Provincial de Lugo, fueron objeto de estudio genético (Valdiosera *et al.*, 2008). En nuestra prospección hemos constatado la presencia de un solo individuo de esta especie, por lo que es posible identificar la secuencia genética publicada por Valdiosera *et al.* (2008) con la datación realizada por nosotros.

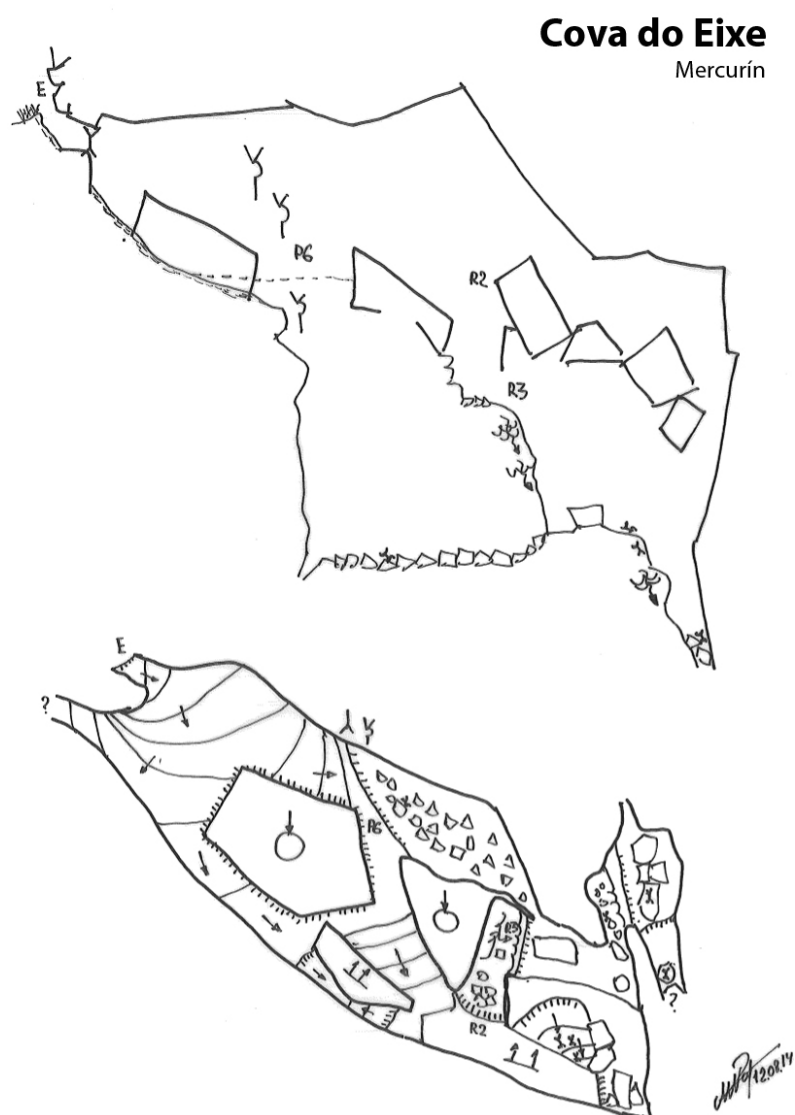


Figura 6. Croquis de Cova do Eixe. Topografía realizada por Marcos Vaqueiro (C.E.T.R.A.).



Figura 7. Huesos de oso pardo (Foto: Marcos Vaqueiro).

#### 2.2.1.3. Longo de Meu

Está situada en el fondo del área de la Devesa da Rogueira, en un resalte rocoso. Su entrada tiene una altitud de 775 m s.n.m. La cueva tiene un desarrollo topografiado de 160 m. La cavidad se adapta al buzamiento del afloramiento desarrollando una sucesión y reticulado (maze) de tubos de circulación con una pendiente media de unos 26°. Dispone de dos entradas, la superior, situada en el bosque, relativamente estrecha y que conecta con una rampa y escarpe en una sala amplia configurada como un embudo natural hacia un pozo P4 en cuya base se acumulan restos óseos, apreciándose en superficie algún fragmento cerámico. Dentro del reticulado de conductos existen varios tubos de salida lateral del pozo que permiten su salida a los niveles altos. A lo largo de estos tubos también se han observado restos óseos (Marcos Vaqueiro, *com. pers.*).

El único resto óseo de oso pardo recuperado es un fragmento de una costilla. Su edad es Holocena.

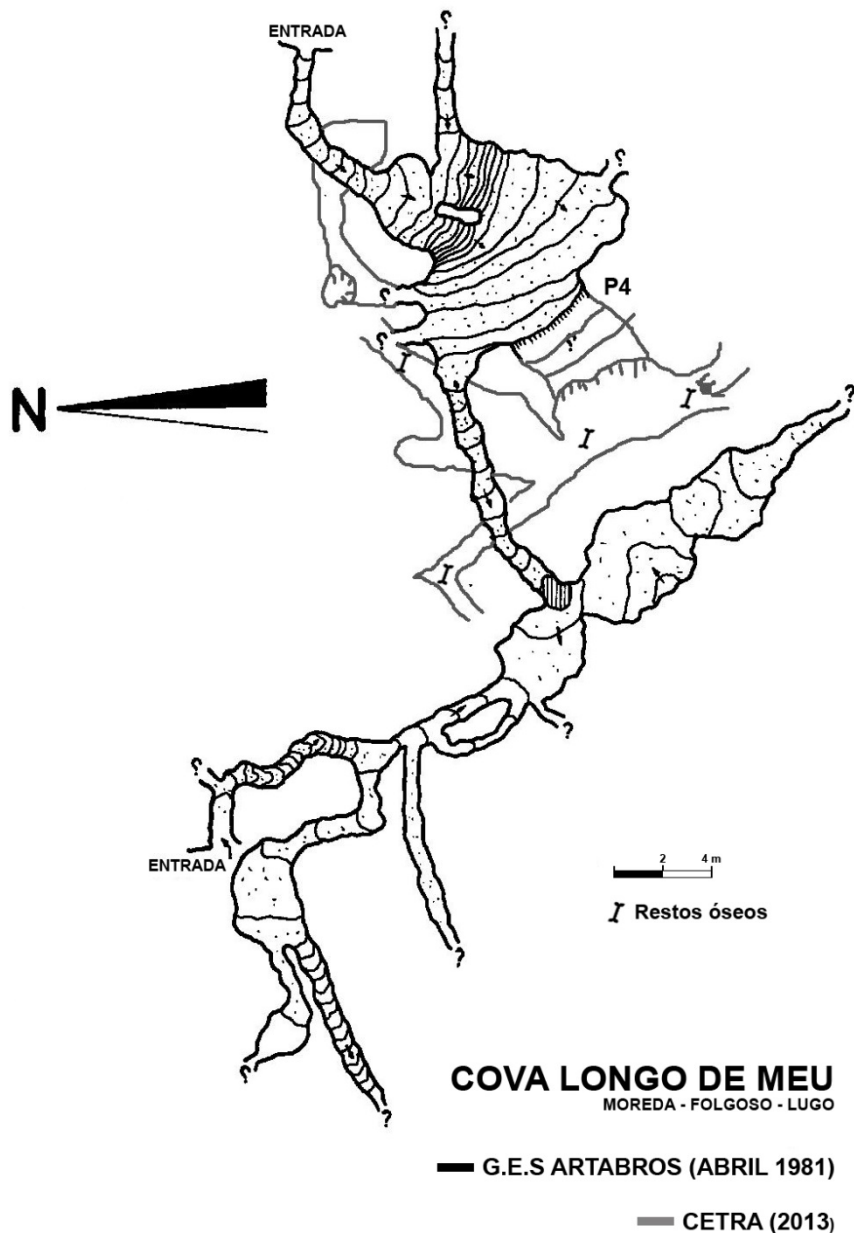


Figura 8. Topografía de Longo de Meu realizado por G.E.S. Ártabros (1981) y actualizada por C.E.T.R.A. (2013).

#### 2.2.1.4. Pena Paleira

Se sitúa en A Devesa da Rogueira, O Courel (Lugo). La actual entrada de la cueva se encuentra a unos 1200 m s.n.m. y alrededor de 50 metros por encima de la cota máxima alcanzada por los hielos glaciares durante etapas de máximo cuaternarias. Por esa razón la alimentación del sistema cárstico se realizó y se sigue realizando según el sistema de drenaje subterráneo y nunca a partir de las aguas de fusión subglaciar como ocurrió en otras cuevas de la zona (Arcoia, Tara). Esta circulación de agua es la responsable del desarrollo vertical de la gran cavidad que forma la cueva. Aun se pueden reconocer las secciones del viejo río subterráneo que drenaban la cueva en los depósitos de terraza adosados al perímetro de la

cavidad. El colapso de la bóveda sucedió después del desarrollo de la cavidad, causando el relleno de la cueva con un caos de bloques de grandes dimensiones. No se sabe exactamente cuando el derrumbe tuvo lugar pero debe haber sido antes de la entrada del oso pardo más antiguo ( $\geq 40.000$  años), debido a que sus huesos aparecen entre los huecos de los bloques derrumbados, y no bajo ellos. Por otro lado, los restos de los osos pardos más modernos se encuentran en todas partes en la cueva entre -10 y -39 m de profundidad (García-Vázquez *et al.*, 2011). La cavidad supera los 400 m de desarrollo y los -86 m de profundidad, si bien su topografía, exploración y estudio no ha finalizado.

Los osos pardos son los únicos restos de fauna en esta cueva. Todos son de edad holocena, salvo uno de los restos, desligado de los demás, que es Pleistoceno. También se han encontrado marcas de arañazos de osos. Las marcas se encuentran en las cotas -40 y -50 m, mientras que los depósitos óseos más profundos se localizan en la cota -39 m.

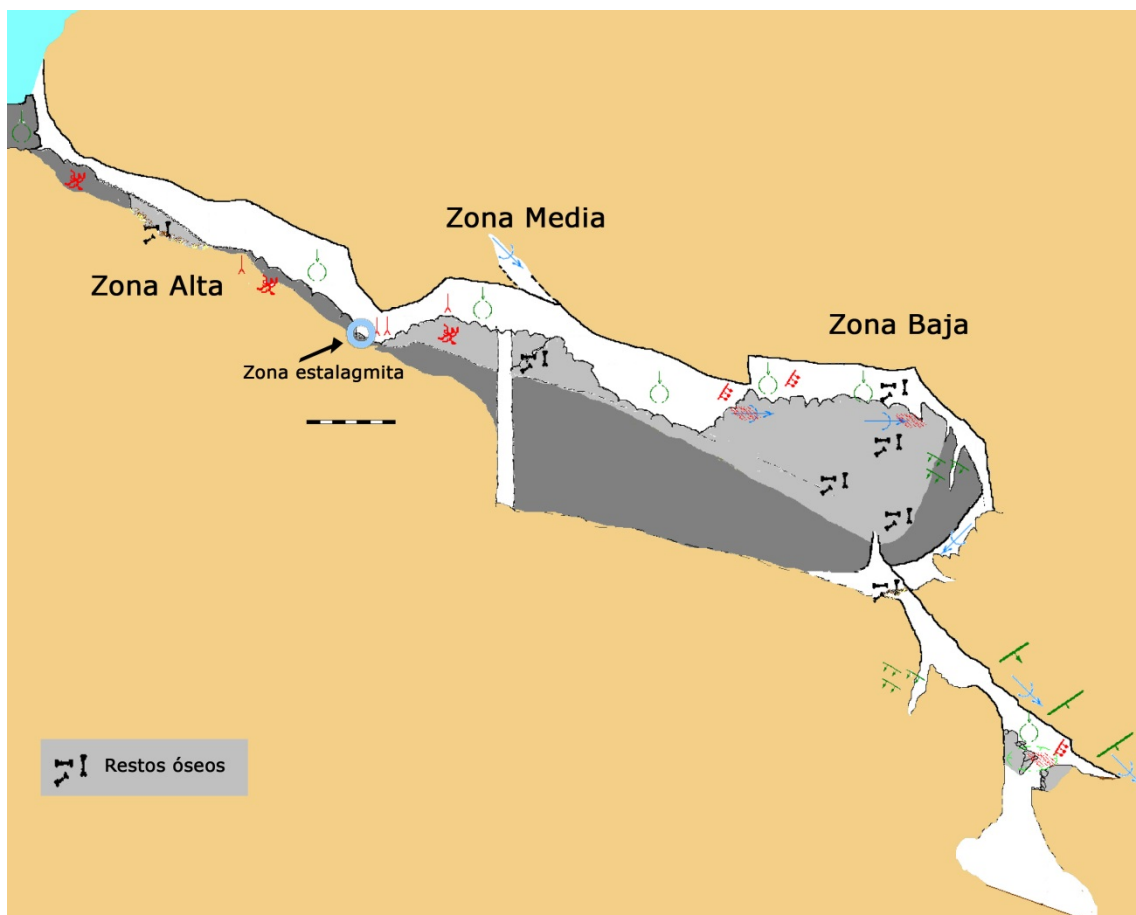


Figura 9. Topografía de Pena Paleira realizada por Marcos Vaqueiro (C.E.T.R.A.). Se pueden observar las diferentes zonas en las que se han encontrado los restos óseos.





Figura 10. Restos de oso pardo de Pena Paleira (Foto: Marcos Vaqueiro).

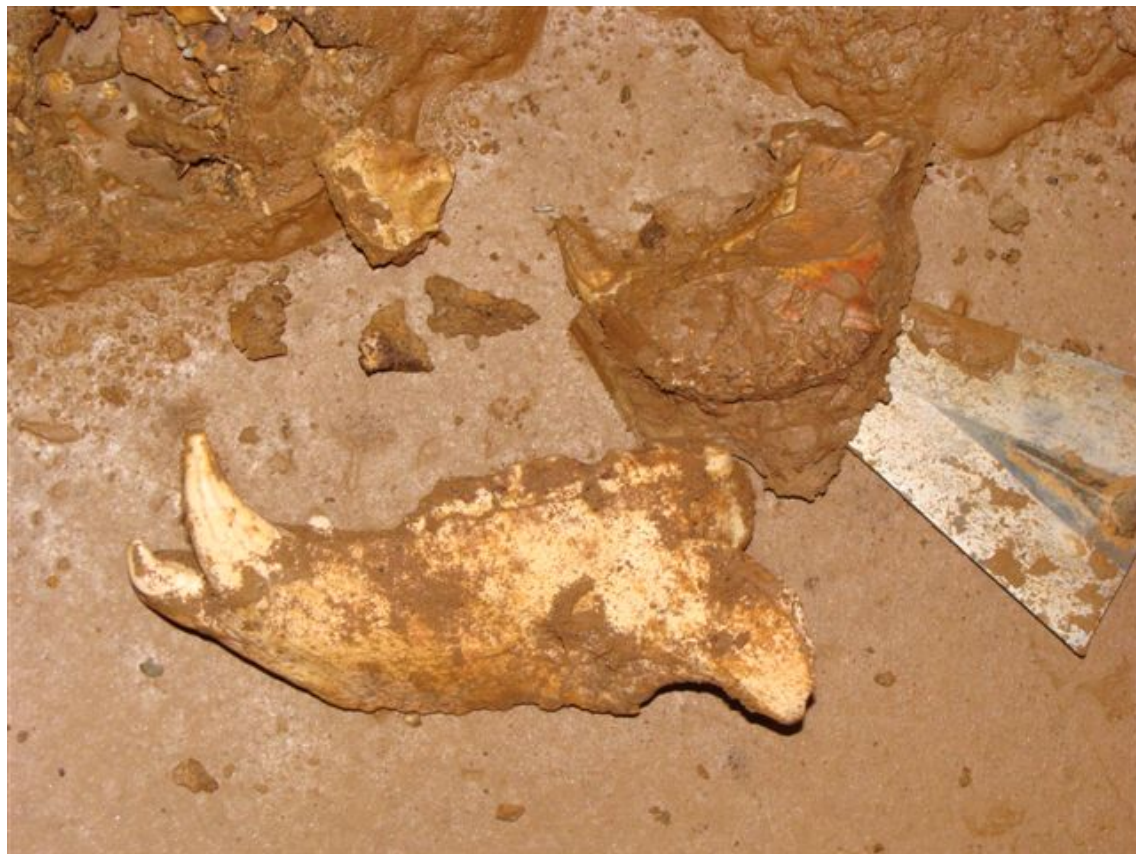


Figura 11. Restos de oso pardo en Pena Paleira (Foto: Marcos Vaqueiro).



Figura 12. Marcas de garras de oso en Pena Paleira. Se localizan en la cota -39m (Foto: Marcos Vaqueiro).

#### 2.2.1.5. Purruñal II

Está situada en Vilariño do Monte, O Cebreiro (Lugo). Se localiza fuera de la zona glaciada de la Sierra de O Courel, en la vertiente norte de las montañas de O Cebreiro a una altura de 1150 msnm. La litología con calizas y lutitas alternados explica el desarrollo irregular, con una galería principal de aproximadamente 50 m de longitud y orientación NNE, y 3 pequeñas galerías ortogonales en la parte final interna (García-Vázquez *et al.*, 2011).

Los restos de oso pardo corresponden a un solo individuo, un macho adulto (de Torres Pérez-Hidalgo, 1983) que fue encontrado en una galería de 12 m de largo. Esta galería tiene un desarrollo muy pobre de espeleotemas, debido a la litología esquisto-calcárea. El oso pardo es la única especie presente.

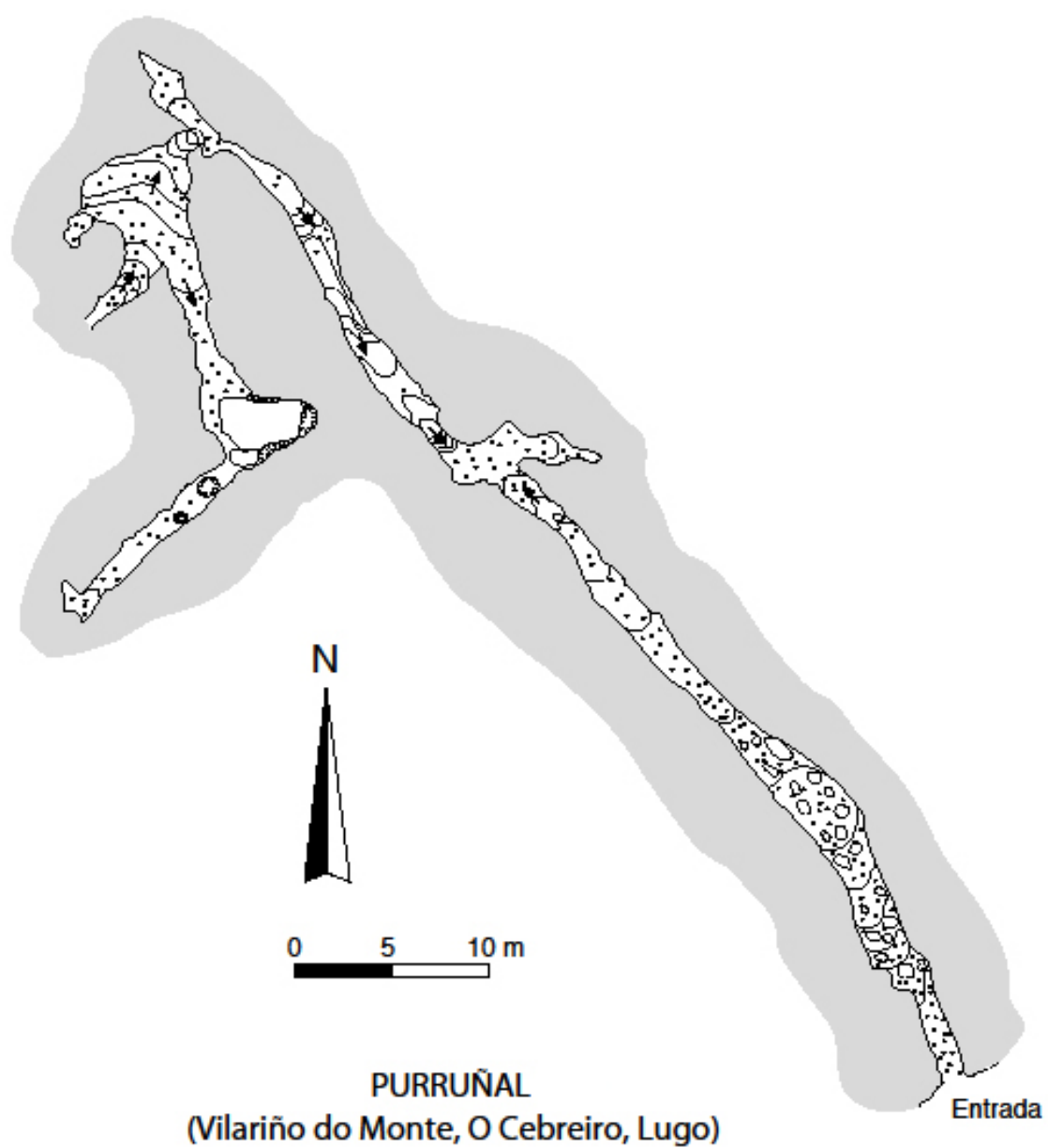


Figura 13. Topografía de Purruñal.





Figura 14. Vista del interior de la cueva de Purruñal (Foto: Marcos Vaqueiro).



Figura 15. Vista superior del yacimiento (Foto: Juan Ramón Vidal Romaní).

#### *2.2.1.6. Cova dos Saballeiros*

Esta cueva se encuentra en Láncara (Lugo). En 1975 se depositaron en el Museo de Lugo 6 restos óseos recogidos por la Sección de Espeleología del Club Ancares. Dichos restos pertenecían a *Sus* sp., *Homo sapiens*, *Bos taurus* y *Ovis aries* (Fernández Rodríguez & Ramil Rego, 1995).

En una visita posterior del grupo espeleológico C.E.T.R.A. se constató la presencia de fauna actual y de un diente aislado de oso pardo.

#### *2.2.1.7. Sumio de Casares*

Esta cueva se sitúa en Zanfoga (Pedrafita do Cebreiro). Los restos depositados en el Instituto de Xeoloxía Isidro Parga Pondal fueron recogidos en 1984 por el grupo espeleológico Irmandiños. Los huesos pertenecen a un oso pardo de edad pleistocena y un ciervo (*Cervus elaphus*) de edad holocena. La cueva actualmente es inaccesible por lo que no se han podido obtener más datos.

#### *2.2.1.8. A Tara*

Se localiza en A Serra do Courel a 1025 m s.n.m., en Céramo, Visuña (Lugo). Estuvo cubierto de glaciares en el Pleistoceno, pero sólo en las etapas de máximo avance ( $\geq 300$  ky) (Vidal Romaní *et al.*, 1999, 2010). Aunque desarrollado en un macizo de caliza grueso, la cueva de A Tara se extiende a lo largo de un plano estructural con un buzamiento de unos 30° hacia el Este. Presenta un desarrollo notable de espeleotemas en ciertos puntos de la cavidad, aunque prevalecen depósitos causados por el colapso del techo de la cavidad, especialmente en su parte superior, donde el relleno fue producido por bloques caídos (García-Vázquez *et al.*, 2011).

El único resto de oso pardo encontrado en esta cueva corresponde a un individuo subadulto de edad holocena. El resto de la fauna de la cueva está compuesto por corzos, ciervos, y animales domésticos recientes como cabras y ovejas.



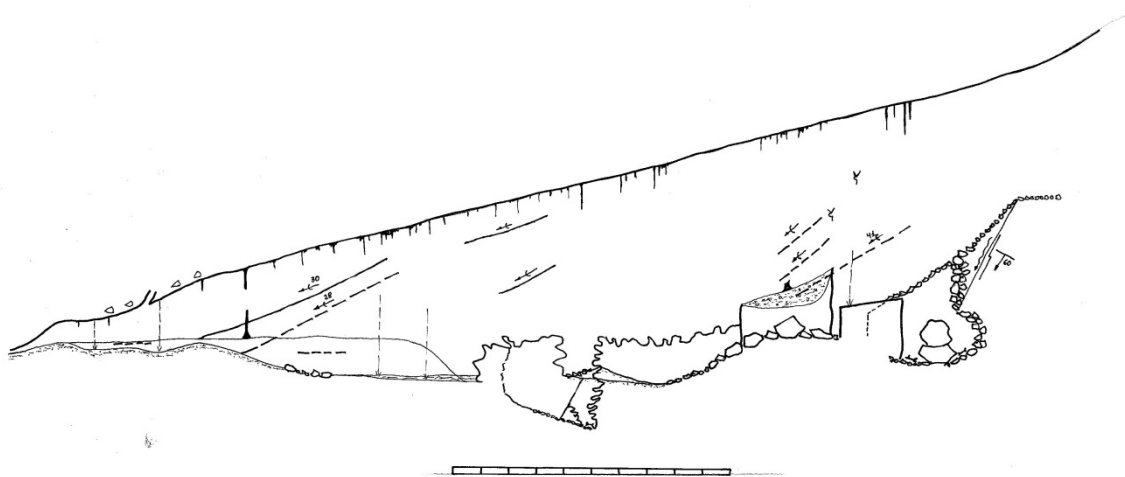


Figura 16. Topografía de A Tara realizada por Marcos Vaqueiro (C.E.T.R.A.).



Figura 17. Restos óseos de ovicápridos de A Tara (Foto: Marcos Vaqueiro).





**Figura 18. Vista general de la cavidad (A Tara) (Foto: Marcos Vaqueiro).**

#### *2.2.1.9. Tarelo*

Se encuentra en Parada de Moreda, Folgoso do Courel (Lugo), en la base de la ladera norte del Pico Formigueiros a 680 m s.n.m. y unos 35 m sobre el presente fondo del valle.

Siempre estuvo localizada fuera de la zona glacial. Su desarrollo fue producido como consecuencia del proceso de incisión fluvial. El desarrollo vertical de la cueva utiliza un plano de fractura de unos 18 m de desarrollo vertical a favor del cual se formó una columna estalactita-estalagmita de 12 m de largo (compuesto dripstone-flowstone), lo que implica una gran continuidad en las aportaciones de agua, algo lógico debido a su posición topográfica en la parte más baja del valle (García-Vázquez *et al.*, 2011).

Muchos de los restos de osos fueron encontrados en conexión anatómica ocupando pequeños huecos en diferentes partes de la cueva. Se encontraron otros restos esparcidos a lo largo de la pendiente, debido a la dinámica del agua todavía activos durante los períodos de lluvia. Aunque la entrada actual conduce a una profunda cavidad vertical sobre las galerías de ocupación, hay indicios de que la entrada original se encontraba en la zona opuesta, permitiendo el acceso normal de los osos a la cueva. No se han encontrado restos de otra especie.

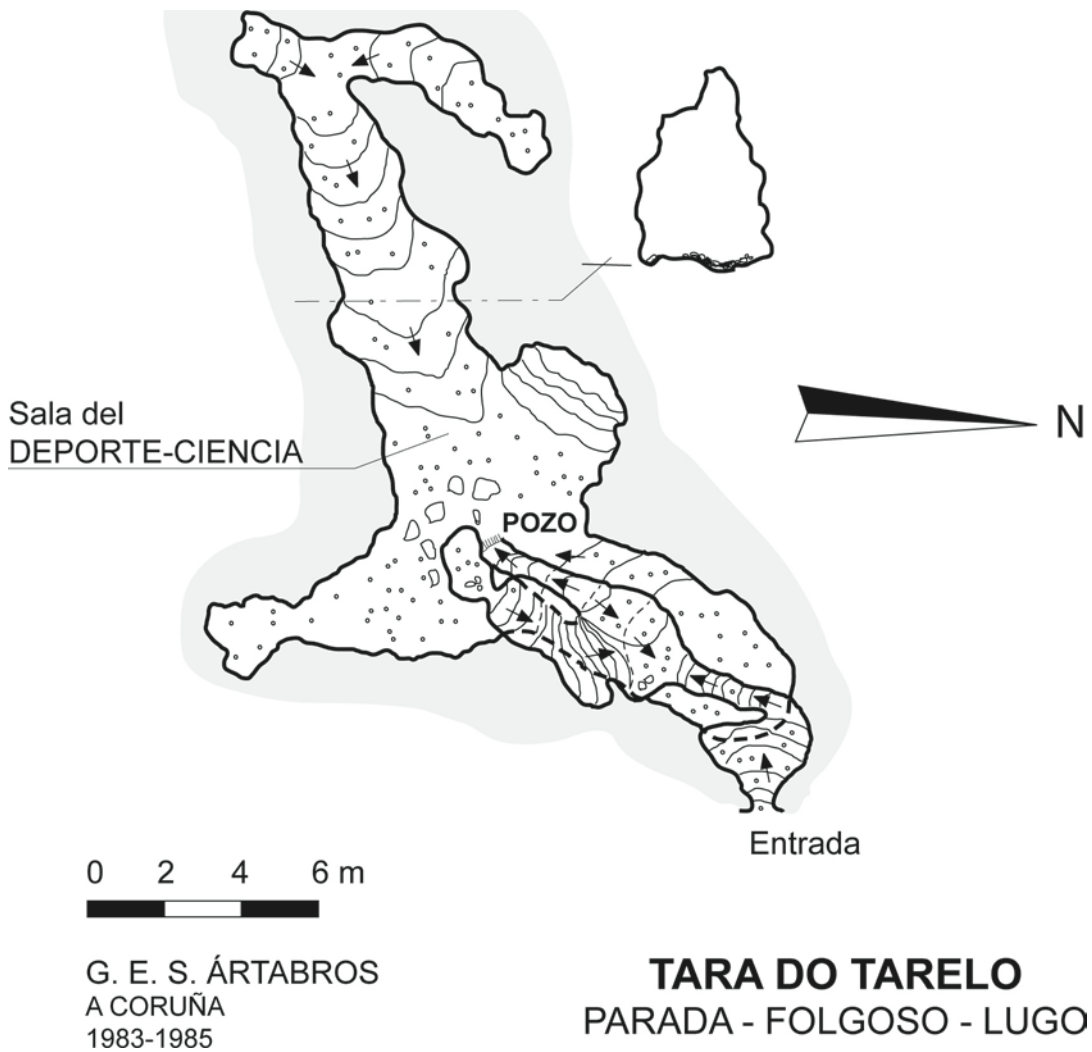


Figura 19. Topografía de Tarelo realizada por G.E.S. Ártabros.





**Figura 20.** Restos de oso pardo encostrados en la cueva de Tarelo (Foto: Marcos Vaqueiro).



**Figura 21.** Restos de oso pardo de Tarelo. La columna vertebral todavía está en conexión anatómica (Foto: Juan Ramón Vidal Romani).



Figura 22. Estalactita de Tarelo (Foto: Marcos Vaqueiro).



### 2.2.1.10. A Valiña

A Valiña se sitúa en el monte de A Croa. Su entrada actual se localiza a 620 m s.n.m., y a 20 m sobre el río Valiña. Esta entrada es el resultado de la explotación minera de caliza en los años 60 del siglo pasado, por lo que la morfología original de la cueva es desconocida. Cuando se hizo la prospección, sus dimensiones eran de 1,5 m de largo y 1,65 m de altura. Después de eliminar el relleno, se obtuvo una galería principal de 8,5 m de longitud, 2 m de anchura máxima y 1,5 m de altura máxima. En el fondo de esta cámara principal, hay un acceso a modo de gatera a una segunda cámara, de 80 cm de desnivel con la anterior y unos 5 m de largo, muy irregular y con presencia de coladas de barro. A unos 50 cm de la actual entrada, hay una pequeña cámara obstruida por un relleno reciente (Llana Rodríguez *et al.*, 1991).

De A Valiña se han estudiado restos de oso pardo procedentes de las campañas de los años 1987 y 1988 depositados en el Museo de Prehistoria e Arqueología de Vilalba (Lugo). Se han identificado y separado en especies los distintos restos de *U. spelaeus* y *U. arctos*, que figuraban como *Ursus sp.* A todos los restos se les atribuye edad pleistocena (Llana Rodríguez *et al.*, 1991). En este trabajo se ha realizado sólo el estudio métrico de los restos óseos y dentales de oso pardo.

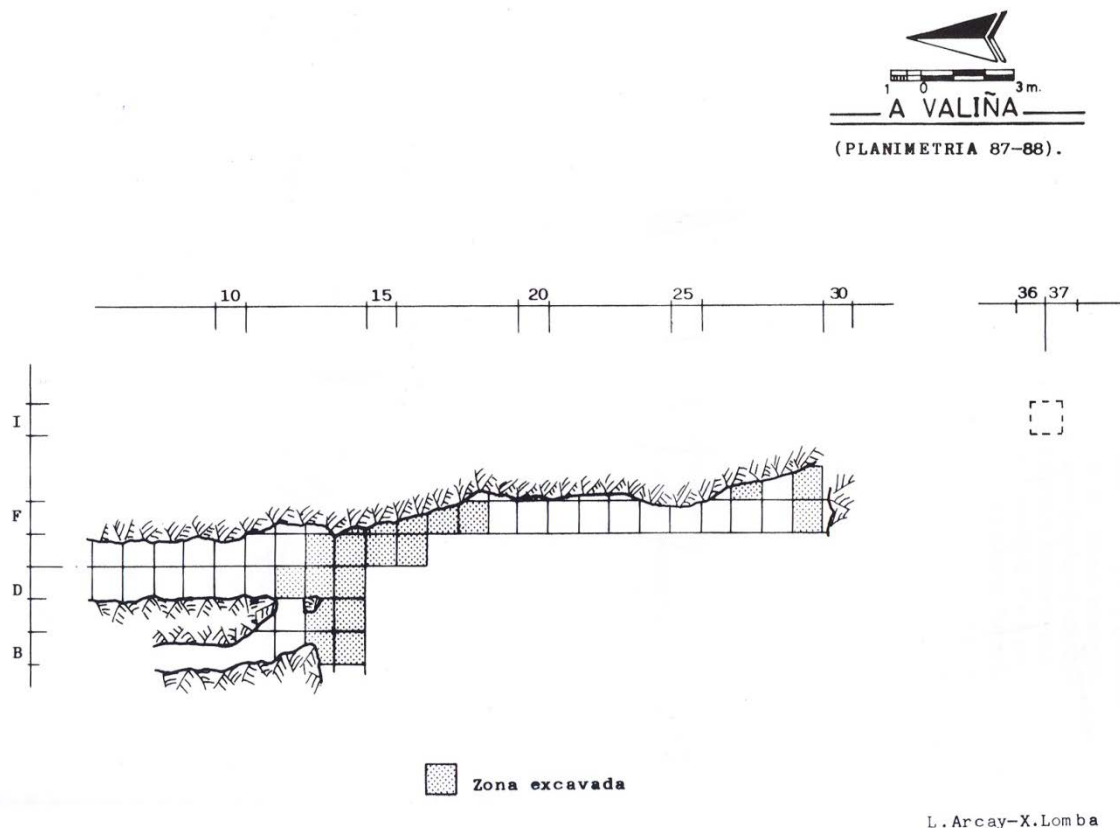


Figura 23. Topografía de A Valiña (Llana Rodríguez *et al.*, 1991)



## 2.2.2. Asturias

### 2.2.2.1. La Canal Fuerte

Se encuentra en el Parque Natural del Monte Redes, en la localidad de Bezanes (ayuntamientos de Caso y Sobrescobio). Entre el pico de La Cuchiella (1806 m s.n.m.) y la Pena'l Sellar (1704 m s.n.m.) está el Collau la Mayaina (Caso), de 1649 m de altitud, que es el paso para el comienzo de La Canal Fuerte. En esta canal se encuentran las cuevas de mayor importancia de la zona. Aprovechando un estrecho paquete calizo, el agua formó un sistema subterráneo muy importante, gracias a la disposición vertical de las capas y a las fracturas de la ladera (Manteca, informe inédito).

Situada en la cota de 1550 m s.n.m. se abre al exterior en forma de conducto a presión en la base de un espolón rocoso que hace el límite izquierdo de la Canal Fuerte. Este espolón recibe el nombre de Pena'l Sellar. La Galería d'Entrada (de unos 200 m de desarrollo) presenta 7 pozos a lo largo de su recorrido. Las galerías de conexión con la Cueva'l Fumu forman la otra red de galerías de la cavidad (Manteca, informe inédito).

En uno de los pozos se encontraron restos óseos de osos pardos de edad holocena. Además existe un grabado de osos, de edad incierta, en una de las paredes cercanas al pozo (Pinto Llona, com. pers.).

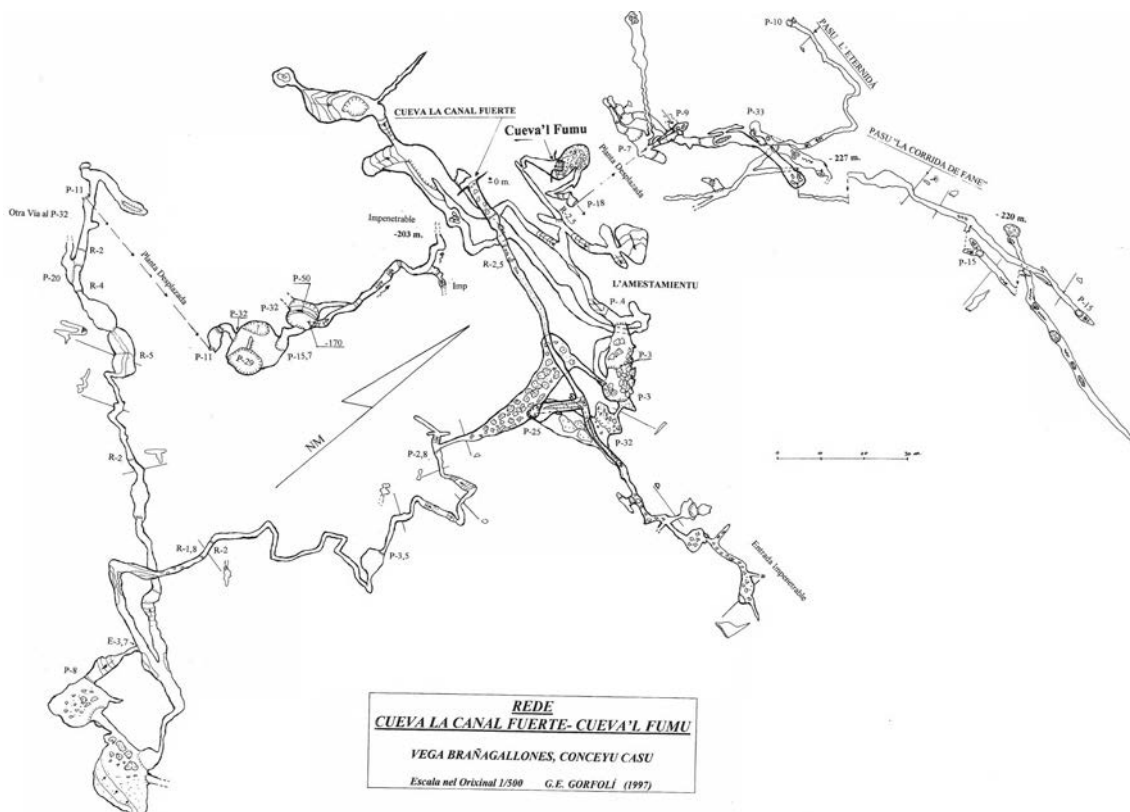


Figura 24. Topografía de La Canal Fuerte realizada por el G.E. Gorfoli.

#### 2.2.2.2. Pozu La Cigacha

Esta cavidad se encuentra en las laderas del pico La Cigacha (2053 m), perteneciente al macizo de Ubiña (ayuntamientos de Piloña, Teverga y Quirós), en la zona del Puerto Ventana (Teverga). La cueva tiene una amplia entrada seguida de una espaciosa galería horizontal que, tras un paso de techo bajo, va ascendiendo poco a poco hasta llegar a la cabecera de un pozo de 7 m. Después de un bajada de 2m finaliza la galería y se abre una gatera. La cavidad sufrió un derrumbe que tapó gran parte de la galería, manteniendo así oculto y protegido el yacimiento (Rodríguez Calvo, 1994).

En la gatera se localizaron los restos óseos, todos ellos de oso pardo de edad holocena.

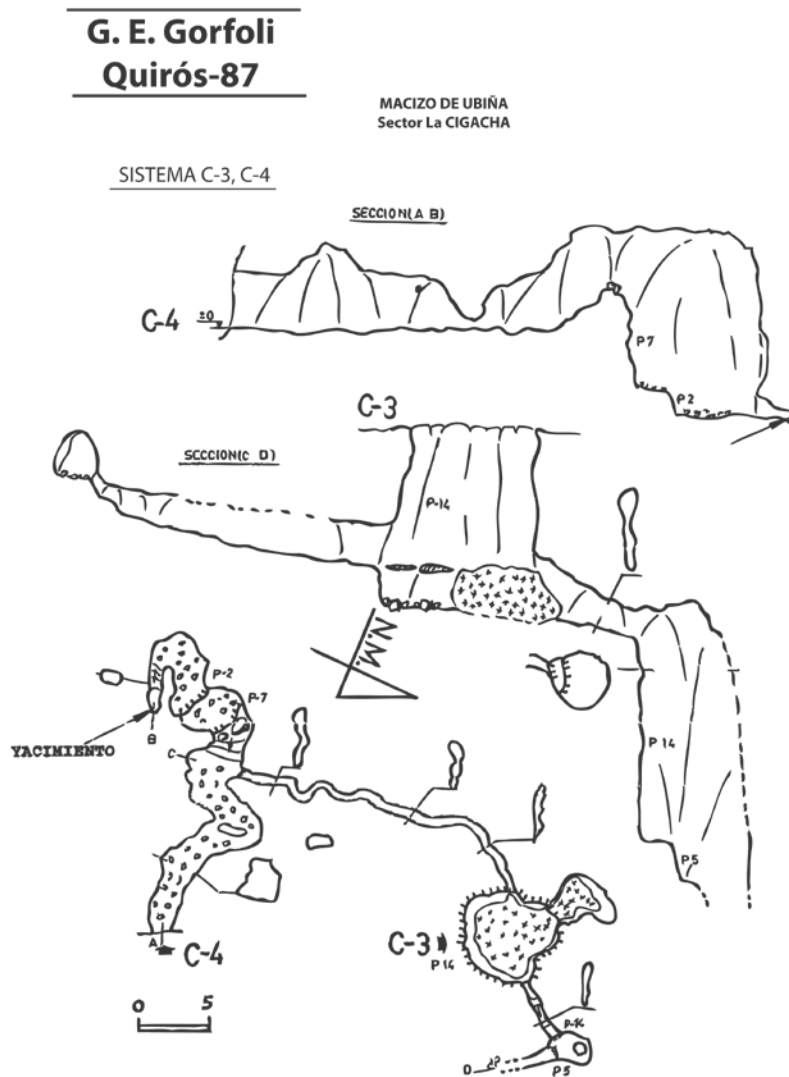


Figura 25. Topografía Pozu La Cigacha realizado por el G.E. Gorfoli.

### 2.2.2.3. El Cincho de Valdejorada

La cueva se encuentra en la vertiente norte de la Sierra de Cuera (situada entre los ayuntamientos de Llanes, Ribadedeva, Cabrales, Peñamellera Alta y Peñamellera Baja), en un pequeño valle ciego muy cercano al pueblo de La Borbolla (Llanes). Su entrada se sitúa en la parte más baja de este valle ciego. La cavidad está formada por dos niveles, el superior lo forman dos galerías que desde las dos entradas de la cueva (sólo una es penetrable actualmente) conducen a una pequeña sala en la que se abren varios pozos. El nivel inferior está formado por una pequeña sala de forma oval a la que se accede por uno de los pozos. En la parte más baja de esta sala se encuentra un sumidero, y próximo a él se encuentran los restos de al menos dos osos pardos (L'Esperteyu Cavernicola Espeleo-Club, 1999).

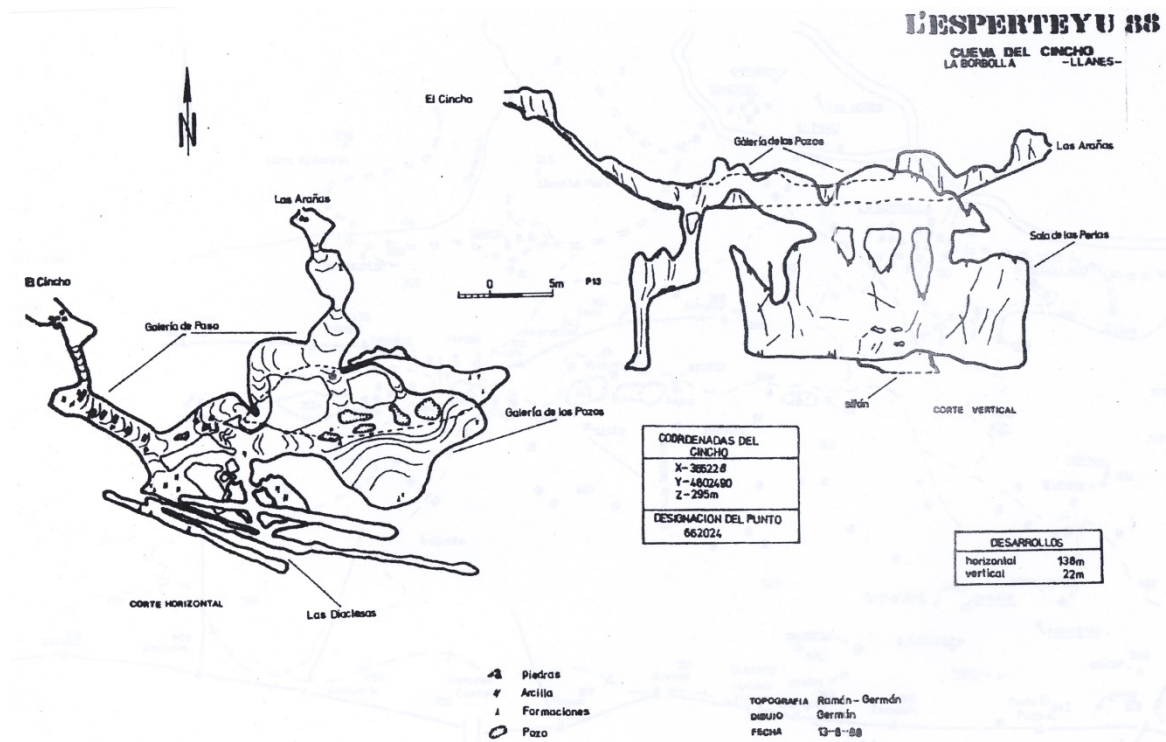


Figura 26. Topografía de la cueva de El Cincho de Valdejorada realizada por L'esperteyu.

### 2.2.2.4. Cuetu Blanco

Se encuentra en la ladera norte de la Sierra del Cuera (Purón, Llanes). La entrada se sitúa a 655 m s.n.m. La información sobre esta cavidad es escasa. Los restos óseos encontrados pertenecen a un oso pardo y a un ciervo, ambos de edad holocena. Además en esta cavidad han aparecido marcas de garras de oso en las paredes y 4 encames fósiles de úrsidos con las siguientes medidas: 160X124 cm, 160X154 cm, 136x155 cm, 159X104 cm (Pinto Llona, *com. pers.*).



**Figura 27. Encame fósil de úrsido (Autora: Ana C. Pinto Llona).**



**Figura 28. Huellas de zarpazos (Foto: Ana C. Pinto Llona).**





Figura 29. Restos de oso pardo (Foto: Ana C. Pinto Llona).



Figura 30. Restos de ciervo (Foto: Ana C. Pinto Llona).



**Figura 31.** Vista del interior de la cueva (Foto: Ana C. Pinto Llona).

#### *2.2.2.5. La Sima de los Osos de Somiedo*

La Sima de los Osos se encuentra a una altitud de unos 1900 m s.n.m en la localidad de Saliencia (Somiedo). La entrada es una pequeña abertura oval orientada al N. Esta abertura da paso a un pequeño corredor, en el que existe un encame de oso actual. Justo tras ella, una gruesa estalagmita de unos 70 cm de alto separa esta zona del pozo vertical de 27 m. Superado el pozo, hay un gran cono sedimentario que cubre la Sala principal, y que es la zona del yacimiento. Se trata sin duda alguna de una trampa natural, en la que los organismos atrapados no tienen salida posible. La cueva tiene otra entrada, más alta y dificultosa, pero que permite el paso de la luz del día. Existe un desnivel de unos 12 m que se resuelve en unos 25 m en dirección Sur desde la parte superior del cono a la inferior, que se asienta en un caos de grandes bloques. La galería que parte hacia el oeste es mucho más pendiente y resuelve un desnivel de 15 m de desnivel en 18 m (Pinto Llona, 1999).

Se han encontrado numerosos individuos de oso pardo, siendo posiblemente el mejor yacimiento de esta especie en el Holoceno. Además también hay restos de *Capra pyrenaica* sobre la que se hablará más adelante.

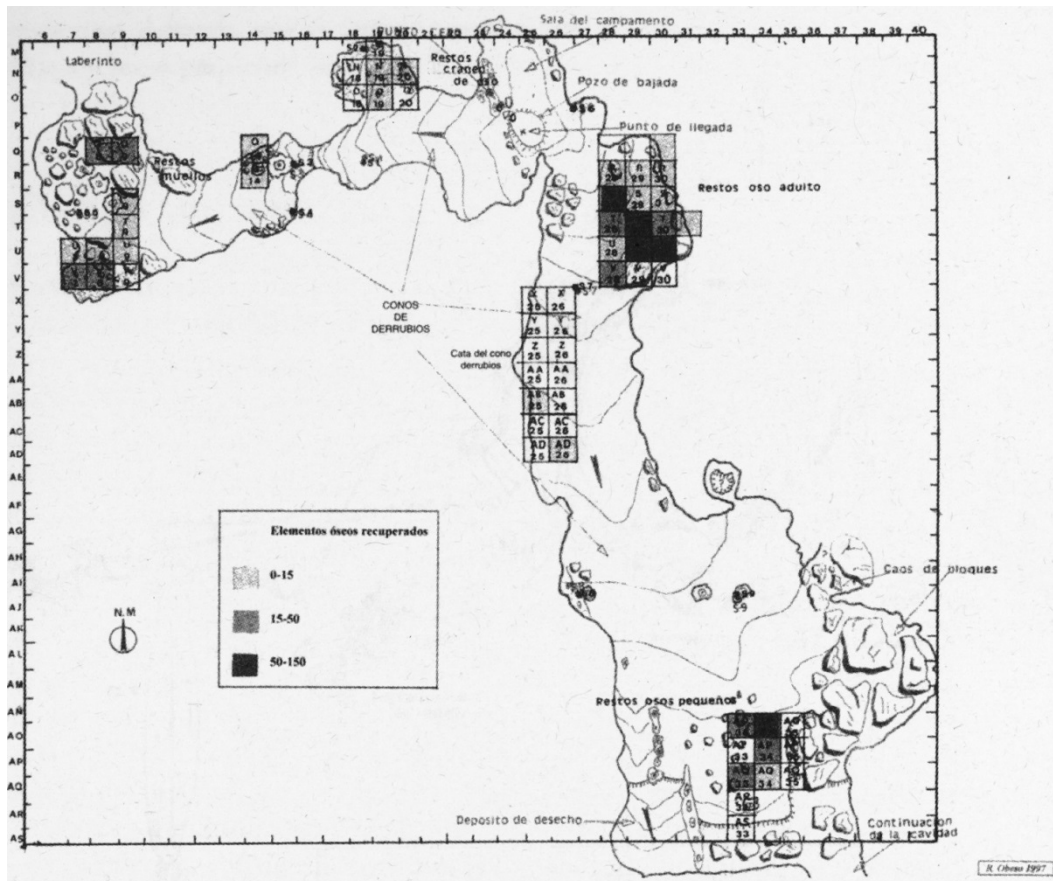


Figura 32. Topografía de la Sima de los Osos de Somiedo (Pinto Llona, 1999).

#### 2.2.2.6. Pozo Toneyo (Red de Toneyo)

Pozo Toneyo pertenece al sistema kárstico denominado Red de Toneyo, la mayor cavidad asturiana, con 19 km de longitud de galerías y 614 metros de profundidad. Tiene sus entradas en las cercanías de la majada de Toneyo y al S del Pico Valdepino (1744m), en la Sierra de Beza (borde Oeste de los Picos de Europa), entre los ríos Sella y Dobra. Está ubicado en el concejo de Amieva. La entrada del pozo tiene una altitud de 1387 m s.n.m. (FASE, informe inédito).

La red de Toneyo es un conjunto de cavidades con mucho desarrollo e incluyendo un río subterráneo. Los restos de osos se encontraron en el Pozo Toneyo, en una zona llamada “Meandro de los Osos”. Es una galería estrecha al comienzo, de fuerte pendiente y con muchos derrubios que desemboca en una sala inclinada (FASE, informe inédito). En esta zona se han encontrado numerosos restos de oso pardo, sin embargo sólo forman parte de la colección de Pinto Llona dos grandes cráneos pertenecientes a machos.

### 2.2.2.7. Pozu La Veiga'l Retuertu

El pozo se abre en la pared al pie del pico de La Cigacha (2070 m), sobre la fuente que hay al final de la Veiga'l Retuertu, en los Puertos d'Agüeria (Quirós), en el sector norte del Macizo de Ubiña (Del Río, informe inédito).

Se trata de un pozo con morfología meandriforme. Tiene una rampa de bloques en equilibrio inestable que termina en un tapón de bloques. Entre estos bloques se encontraron restos de oso pardo y de ciervo.

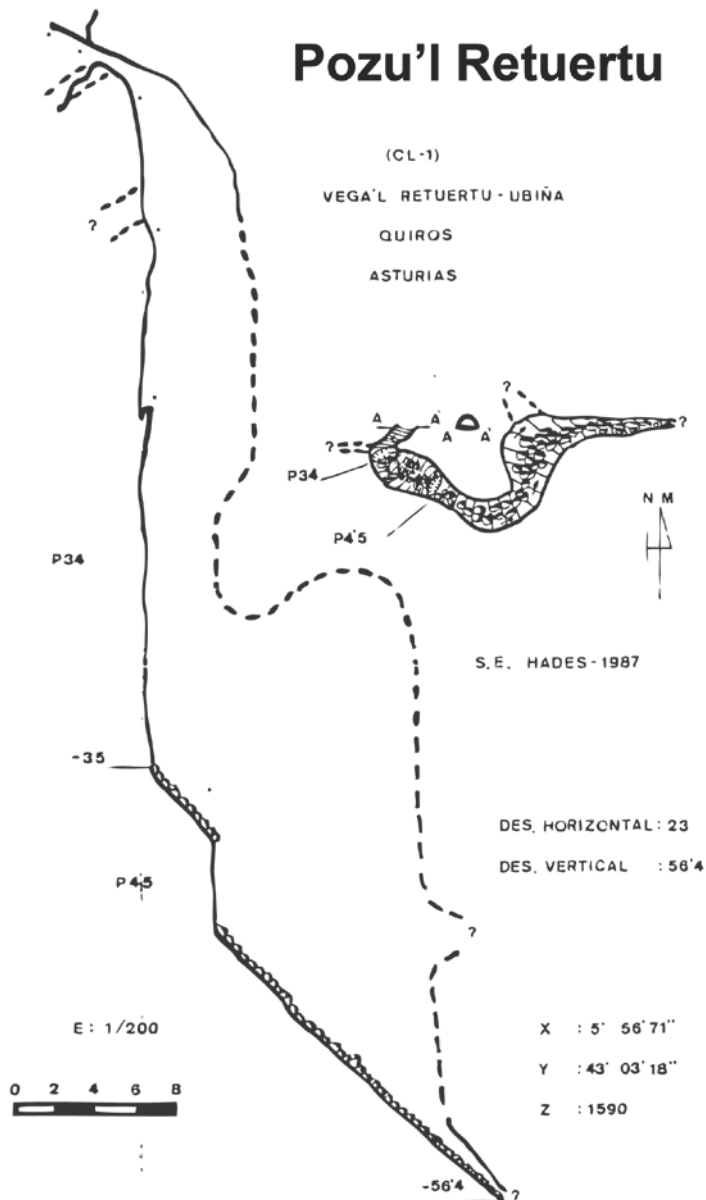


Figura 33. Topografía de la cueva de Pozu la Veiga el Retuertu.



### 2.2.3. Cantabria

#### 2.2.3.1. Gonzalo Palomar

Se desconoce la localización de esta cavidad, o si es el nombre de quien entregó los restos. Se cree que está situada en la zona de Picos de Europa.

Los restos depositados en la colección de Pinto Llona pertenecen a varios individuos. La única datación que se ha realizado ha proporcionado edad holocena.

### 2.2.4. León

#### 2.2.4.1. La Braña-Arintero

La cueva de La Braña-Arintero se encuentra en las proximidades de las localidades del mismo nombre, pertenecientes al Ayuntamiento de Valdelugeros. Se trata de una cueva con dos bocas, la de La Braña a 1300 m de altitud y la de Arintero a 1489. Cada una tiene el nombre de la localidad más cercana (Vidal Encinas *et al.*, 2010). La cavidad se encuentra en el macizo del Pico de las Vallinas, en concreto en el Collado de Valdemaría, un gran crestón de orientación Norte/Sur cuya litología está identificada mayoritariamente con calizas masivas de la Formación Valdeteja, pertenecientes al Carbonífero (IGME, 1984).

Los principales hallazgos de esta cueva son dos esqueletos humanos de edad mesolítica (Vidal Encinas *et al.*, 2010). En un punto alejado de este hallazgo, se encontraron restos de un oso pardo, de cronología similar ( $7743 \pm 51$  calBP). Se trata de un macho adulto de gran tamaño que presenta un mal estado de conservación en el esqueleto axial y la cintura escapular. Las extremidades y la cintura pelviana se encontraban mejor conservadas. Esta mala conservación se atribuye a visitas incontroladas a la cueva y a procesos de circulación del agua. En una cota superior a la del hallazgo del esqueleto, han aparecido marcas de zarpazos y huellas de oso (Fernández Rodríguez, 2010).

Una muestra de este oso pardo junto con otra de un ovicáprido desconectado de ambos hallazgos y de edad reciente, fueron cedidas para la realización de análisis isotópico por el Dr. Carlos Fernández Rodríguez, del Departamento de Historia de la Facultad de Filosofía y Letras de la Universidad de León.

## 2.2.5. Pirineos

### 2.2.5.1. Coume-Nère

La cueva de Coume-Nère se encuentra en el Mazizo de Arbas, en la Alta Garoña, por encima del pueblo de Labaderque, a una altitud de 1.334 m. Su nombre deriva del pequeño valle en el que se encuentra, la Coume Auère. La cavidad está excavada en calizas urgonianas y pertenece al sistema kárstico superior de Coume Auère. Los restos de oso fueron descubiertos por el Club Espeleológico Bellegarde, y constan de una tibia y un cráneo, el cual presenta marcas de carnívoros. El cráneo data del Holoceno, más concretamente del período boreal, y arrojó una edad calibrada de  $9443 \pm 72$  calBP (Chaix & Valton, 2007).

Una muestra procedente del cráneo fue cedida para la realización de análisis isotópico por Louis Chaix, del Departamento de Arqueología del Museo de Historia Natural de Ginebra, y Bertrand Valton de la Federación Francesa de Espeleología.

## 2.3. Oso Pardo actual y subactual

A lo largo de este estudio nos hemos encontrado con la necesidad de comparar las poblaciones fósiles con las actuales, cuya biología es conocida. Sin embargo, el acceso a individuos recientes es bastante limitado y los individuos son escasos. A pesar de esto, se ha podido acceder a tres colecciones distintas: la de la Facultad de Veterinaria de León, la colección de la Dra. Ana C. Pinto Llona en el Instituto de Historia del Centro de Ciencias Humanas y Sociales del CSIC y la del Museu de Ciències Naturals de Barcelona.

### 2.3.1. Facultad de Veterinaria de León

En la facultad de veterinaria de León se midieron los restos de dos osos pardos machos cantábricos actuales cuyos esqueletos estaban montados y se usan en las clases de anatomía. Uno de los esqueletos estaba completo (excepto las terceras falanges). Además de patologías óseas, presentaba daños de un disparo en la mandíbula izquierda.

El otro esqueleto, perteneciente a un oso llamado “El Cuervo”, estaba incompleto. Carecía de cráneo, extremidad anterior izquierda, vértebras cervicales y costillas. Ambos presentaban patologías óseas que dificultaron la toma de medidas. El oso “El Cuervo” murió en Somiedo en 1998 dentro de un programa de radiomarcaje, como consecuencia del carbunco, que se activó por el estrés de captura.



Figura 34. Esqueleto montado (Foto: Ana García Vázquez).



Figura 35. Extremidad anterior de El Cuervo (Foto: Ana García Vázquez).



**Figura 36. Vértabras, pelvis y extremidades posteriores de “El Cuervo” (Foto: Ana García Vázquez).**

### 2.3.2. Instituto de Historia, Centro de Ciencias Humanas y Sociales del CSIC

En el Instituto de Historia, y dentro de la colección de Ana C. Pinto Llona, se midieron estos dos cráneos actuales. Su edad es desconocida, pero son anteriores a los años 90. El cráneo 1 todavía presentaba tejido blando. Ambos son de pequeño tamaño y se han sexado como hembras por el diámetro de los caninos.



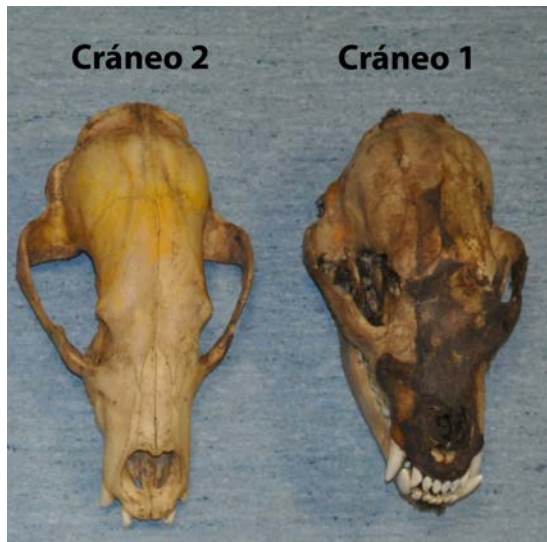


Figura 37. Cráneos cantábricos actuales (Foto: Ana García Vázquez).

### 2.3.3. Museo de Ciencias Naturales de Barcelona

Del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona se ha medido el único cráneo de un oso pardo pirenaico autóctono que poseían. Es un individuo hembra de 1 año que todavía estaba en crecimiento, sin embargo, se han medido los dientes, ya que a esta edad los dientes definitivos prácticamente han emergido todos. Su muerte se registró en Civis (Lleida) en 1922.



Figura 38. Mandíbula del oseño de Pirineos (Foto: Ana García Vázquez).



Figura 39. Cráneo del oseño de Pirineos (Foto: Ana García Vázquez).

## 2.4. Cuadro resumen del material estudiado

A continuación se presenta un cuadro-resumen especificando el nº de restos óseos o dentales de Oso Pardo que se han estudiado en esta Tesis.

**Tabla 1. Cuadro resumen del material estudiado.** <sup>(1)</sup> 18 en nuestras prospecciones + 2 en Fernández Rodríguez & Ramil Rego (1995). <sup>(2)</sup> Rodríguez Calvo (informe inédito). <sup>(3)</sup> Pinto Llona *et al.* (2005). <sup>(4)</sup> Chaix & Valton (2007). <sup>(5)</sup> Fernández Rodríguez (2010). <sup>(6)</sup> 3 en esta Tesis + 3 en Vila Taboada *et al.* (1999). <sup>(7)</sup> González-Fortes *et al.* (en prensa). <sup>(8)</sup> Valdiosera *et al.* (2008). \*Se incluyen hueso y pelo.

Cueva	Número de restos de <i>U. arctos</i>	Dataciones	Estudio Métrico	Análisis isotópico	Secuencias de ADNmt
Arcoia	18	3	16	5	3 <sup>(7)</sup>
O Eixe	20 <sup>(1)</sup>	1	9	1	1 <sup>(8)</sup>
Longo de Meu	1	1	---	1	1 <sup>(7)</sup>
Pena Paleira	196	6	124	14	5 <sup>(7)</sup>
Purruñal	42	1	40	6 <sup>(6)</sup>	2 <sup>(7)</sup>
Saballeiros	1	---	1	---	---
Sumio de Casares	4	1	2	1	1 <sup>(7)</sup>
A Tara	1	1	---	---	---
Tarelo	93	2	70	7	2 <sup>(7)</sup>
A Valiña	---	---	16	---	---
La Canal Fuerte	---	2	127	9	2 <sup>(7)</sup>
Pozu La Cigacha	41 <sup>(2)</sup>	2	45	6	2 <sup>(7)</sup>
Cincho de Valdeborrada	---	1	7	5	1 <sup>(7)</sup>
Cuetu Blanco	---	1	43	5	1 <sup>(7)</sup>
Sima de los Osos de Somiedo	958 <sup>(3)</sup>	5	274	10	6 <sup>(7)</sup>
Pozo Toneyo	---	1	9	1	1 <sup>(7)</sup>
Pozu La Veiga'l Retuertu	---	1	10	2	1 <sup>(7)</sup>
Gonzalo Palomar	---	1	6	1	1 <sup>(7)</sup>
La Braña-Arintero	---	1 <sup>(5)</sup>	---	1	---
Coume-Nère	2 <sup>(4)</sup>	1 <sup>(4)</sup>	---	1	---
Actuales	---	---	296	21*	17*

## 2.3. Bibliografía

- Aramburu C. & Bastida F. (1995) *Geología de Asturias*. Ediciones Trea S. L., Gijón.
- Chaix L. & Valton B. (2007) Le crâne d'ours brun fossile (*Ursus arctos* Linné) de la grotte de Coume-Nère (Haute-Garonne, France). *Reveu de Paléobiologie*, **26**, 671–676.
- Del Río, J. L. Pozu'l Retuertu (Veiga'l Retuertu-Puertos d'Agüeria, Macizo de Ubiña. Quirós-Asturies). Informe inédito.
- FASE (Federación Asturiana de Espeleología). Red de Toneyo. Informe inédito.
- Fernández Rodríguez C. (2010) Análisis de un esqueleto de oso pardo (*Ursus arctos* L.) hallado en la cueva de la Braña-Arintero. *Los hombres mesolíticos de la Braña-Arintero (Valdelugeros, León)* (ed. by J.M. Vidal Encinas and M.E. Prada Marcos), pp. 146–157. Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo,
- Fernández Rodríguez C. & Ramil Rego P. (1995) Catálogo y revision crítica de las colecciones faunísticas del Museo Provincial de Lugo. *Boletín do Museo Provincial de Lugo*, **7**, 189–218.
- García-Vázquez A., Grandal-d'Anglade A., Vaqueiro Rodríguez M., & Vidal Romaní J.R. (2011) On the relation between cave and brown bears in O Courel Sierra (Galicia, NW Spain). *Quaternaire, Hors-série, Hors-série*, 59–69.
- González-Fortes G., García-Vázquez A., Pinto Llona A.C., & Grandal-d'Anglade A. (en prensa). Estudio de la preservación de ADN en muestras de úrsidos Pleistocenos y Holocenos del NW de la Península Ibérica. *Cadernos Laboratorio Xeolóxico de Laxe*.
- IGME (1984) *Boñar. Mapa Geológico de España. E. 1:50.000. Hoja 104*. Servicio de Publicaciones Ministerio de Industria y Energía, Madrid.
- Julivert M., Fontboté J.M., Ribeiro A., & Conde L. (1972) *Mapa tectónico de la Península Ibérica y Baleares, Escala 1:1.000.000*. I.G.M.E.,
- L'Esperteyu Cavernicola Espeleo-Club. (1999) Úrsidos de la Cueva del Cincho. Descripción del Yacimiento Paleontológico. *El Boletín Cavernícola*, **37**, 54-65.
- Llana Rodríguez C., Soto Barreiro M.J., Fernández Rodríguez C., Martínez Cortizas A., Pumarejo Gómez P., Villar Quintero R., & López-Felpeto M.A. (1991) *Cova da Valiña. Un xacemento do Paleolítico Superior inicial de Galicia (Campañas de 1987 e 1988)*. Xunta de Galicia, A Coruña.
- Lotze F. (1945) Zur Gliederung der Varisziden der Iberischen Meseta. *Geotektonische Forschungen*, **6**, 78–92.
- Luzón Nogué J.M. & Sánchez-Palencia Ramos F.J. (1980) *El Caurel. Excavaciones arqueológicas en España, vol 110*. Ministerio de Cultura, Madrid.

- Manteca, J. F. Algunas cavidades del parque natural del Monte Redes, Casu, Asturias. Grupo d'Espeleoloxía Gorfolí. Informe inédito.
- Parga Pondal I., Vegas R., & Marcos A. (1982) *Mapa Xeolóxico do Macizo Hespérico, Escala 1: 500.000*. Laboratorio Xeoloxico de Laxe (Publicacións da Área de Xeoloxía e Minería do Seminario de Estudos Gallegos),
- Pinto Llona A.C. (1999) La Sima de los Osos de Somiedo (Asturias): Campañas de excavacion de 1997 y 1998. *Excavaciones Arqueológicas en Asturias: 1995-1998* pp. 25–29. Consejería de Cultura del Principado de Asturias,
- Pinto Llona A.C., Andrews P.J., & Etxeberria F. (2005) *Tafonomía y Paleoecología de Úrsidos Cuaternarios Cantabricos*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo.
- Rodríguez Calvo, G. (1994) Yacimiento paleontológico del Pozo La Cigacha. Grupo Espeleológico Gorfolí. Informe inédito.
- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1983) Fauna cavernícola cuaternaria gallega. Datos sobre ursidos de la provincia de Lugo (Galicia, España). *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **6**, 89–97.
- Valdiosera C.E., Garcia-Garitaigoitia J.L., Garcia N., Doadrio I., Thomas M.G., Hänni C., Arsuaga J.-L., Barnes I., Hofreiter M., Orlando L., & Götherström A. (2008) Surprising migration and population size dynamics in ancient Iberian brown bears (*Ursus arctos*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 5123–5128.
- Vidal Encinas J.M., Prada Marcos M.E., Fernández Rodríguez C., & Fuertes Prieto M.N. (2010) Los hombres mesolíticos de la Braña-Arintero (Valdelugeros, León): El hallazgo, situación, aspectos arqueo-antropológicos, cronología y contexto cultural. *Los hombres mesolíticos de la Braña-Arintero (Valdelugeros, León)* (ed. by J.M. Vidal Encinas and M.E. Prada Marcos), pp. 16–61. Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo, León.
- Vidal Romaní J.R., Fernández Mosquera D., Marti K., & De Brum Ferreira A. (1999) Nuevos datos para la cronología glacial pleistocena en el NW de la Península Ibérica. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **24**, 7–29.
- Vidal Romaní J.R., Sanjurjo Sánchez J., Grandal-d'Anglade A., Vaqueiro Rodríguez M., & Fernández-Mosquera D. (2010) Geocaracterización de yacimientos arqueológicos en medio sedimentario: cronología absoluta y relativa. *Arqueoloxía: Ciencia e Restauración. Monografías*, **4** (ed. by A.J. López-Díaz and E. Ramil-Rego), pp. 7–19. Museo de Prehistoria e Arqueoloxía de Vilalba, Vilalba (Lugo).
- Vila Taboada M., Fernández Mosquera D., López Gonzalez F., Grandal d'Anglade A., & Vidal Romaní J.R. (1999) Paleoecological implications inferred from stable isotopic signatures ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) in bone collagen of *Ursus spelaeus* ROS.-HEIN. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **24**, 73–87.



## CAPÍTULO 3

# ENCUADRE CRONOLÓGICO y GEOGRÁFICO



### 3.1. Dataciones radiométricas

Para poder enmarcar los restos óseos en una época determinada es prácticamente imprescindible datarlos radiométricamente, ya que en la mayor parte de los casos los huesos se han encontrado en superficie y no están asociados a ningún tipo de tecnocomplejo.

**Tabla 1. Dataciones por  $^{14}\text{C}$  de restos de oso pardo de los yacimientos estudiados. Referencias: 1. García-Vázquez *et al.* (2015); 2. García-Vázquez *et al.* (2011); 3. Grandal-d'Anglade *et al.*, (1997); 4. Pinto Llona *et al.* (2005); 5. Pinto Llona (1999); 6. Este trabajo. NMI: Número mínimo de individuos. \*Presencia de oso de las cavernas. Las edades brutas se han calibrado siguiendo la curva de Danzeglocke (2007).**

Cueva (NMI)	Altitud m s.n.m	Localidad	*	Hueso	Sigla	Cód. Lab.	Datación <sup>14</sup> C	Datación calibrada	Ref
GALICIA									
A Tara (1)	1025	Céramo, Visuña, O Courel (Lugo)	No	Radio	CT-134	Ua-24250	2535 ± 40	2628 ± 93	2
Arcoia (3)	1240	Céramo, Visuña, O Courel (Lugo)	Sí	Pélvis	ARLU – 42	Ua-38113	31710 ± 720	36093 ± 1065	2
				Húmero	ARLU – 39 (2102)	Ua-37109	> 40000	> 44000	2
				Hueso largo	ARLU-1000	Ua-12967	26550 ± 485	31243 ± 476	2
O Eixe (1)	880	Mercurín, O Courel (Lugo)	Sí	Radio	EIX-004	BETA-395127	8130 ± 30	9065 ± 37	6
Longo de Meu (1)	775	Moreda, O Courel (Lugo)	No	Costilla	LOME-1	BETA-328016	8180 ± 40	9140 ± 81	1
Pena Paleira (7)	1200	Devesa da Rogueira, O Courel (Lugo)	No	Costilla	SIPA-34	Ua-41794	6183 ± 40	7088 ± 62	2
				Costilla	SIPA-190	Ua-38127	6387 ± 43	7340 ± 55	2
				Costilla	SIPA-1	Ua-37110	6390 ± 45	7341 ± 55	2
				Fémur	SIPA-166	Ua-38126	6548 ± 45	7468 ± 31	2
				Tibia	SIPA-61	Ua-38125	7201 ± 46	8039 ± 58	2
				Fémur	SIPA-2	Ua-37111	>40000	>44000	2
Purruñal (1)	1150	Vilariño do Monte, O Cebreiro (Lugo)	No	Costilla	Pur-Lu-4	Ua-12966	7815 ± 80	8641 ± 122	2
Sumio de Casares (1)	950	Zanfoga, O Courel (Lugo)	No	Cráneo	CALE-1	BETA-335200	25780 ± 220	30833 ± 381	1
Tarelo (3)	680	Parada de Moreda, Folgoso do Courel (Lugo)	No	Costilla	T-B-100	Ua-4299	7460 ± 95	8274 ± 86	3
				Cráneo	TA-193	Ua-41795	7652 ± 41	8461 ± 44	1
ASTURIAS									
Cincho de ValdeJORada (2)	295	La Borbolla	No	Costilla	CCV 027	---	---	---	1
Cuetu Blanco (1)	655	Purón, Macizo del Cuera	No	Mandíbula	CB-014	BETA-335102	8730 ± 40	9703 ± 82	1
La Canal Fuerte (3)	1550	Bezanes, Campo de Caso	No	Costilla	LCF-158	BETA-322886	8370 ± 40	9394 ± 58	1
				Mandíbula	LCF-003-1996	OxA-9688	9045 ± 55	10216 ± 28	4
Pozo La Veiga'l Retuertu (2)	1590	Quirós, Macizo de Ubiña	No	Húmero	PVR-015	BETA-328017	9240 ± 40	10404 ± 81	1
Pozo Toneyo (2)	1387	Amieva	No	Cráneo	RT-001	BETA-328015	8800 ± 40	9831 ± 82	1
Pozo La Cigacha (2)	1770	Puerto Ventana, Macizo de Ubiña	No	Ulna	CGLL-051	BETA-322885	6750 ± 40	7619 ± 30	1
				Ulna	CGLL-050	BETA-322884	7430 ± 40	8265 ± 52	1
La Sima de los Osos de Somiedo (9)	1820	Saliencia, Somiedo	No	Costilla	SH5-97-U29-059	Ua-13599	4115 ± 95	4648 ± 134	5
				Costilla	SH5-97-U28-7	BETA-322887	4250 ± 30	4836 ± 15	1
				Costilla	SH5-97-V29-1	BETA-328018	7100 ± 40	7924 ± 41	1
				Costilla	SH5-98-S28-082	BETA-322888	8720 ± 40	9681 ± 74	1

				Húmero	SH5-S28-095	OxA-9687	8990 ± 50	10105 ± 110	4
<b>CANTABRIA</b>									
Gonzalo Palomar (2)	---	Ubicación desconocida, Picos de Europa	No	Cráneo	GP-1	BETA-335105	2410 ± 30	2442 ± 61	1

En la Tabla 1 se pueden encontrar las dataciones realizadas en los osos pardos objeto de este estudio. En las cavidades prospectadas se han recuperado más de 1.300 restos óseos pertenecientes a un número mínimo de individuos (NMI) de 41. En la mayor parte de los casos, cada yacimiento alberga un pequeño número de individuos o incluso individuos aislados, salvo en Pena Paleira con NMI de 7 y la Sima de los Huesos de Somiedo con 9.

De las 30 muestras seleccionadas para su datación, todas dieron resultado positivo a excepción de la muestra procedente de El Cincho de Valdejorada (Asturias). Todas las dataciones arrojan edades holocenas, salvo tres cuevas con restos del Pleistoceno Superior: Arcoia, Pena Paleira y Sumio de Casares, todas ellas en la Sierra de O Courel (Lugo, Galicia).

### **3.2. Ecología de la hibernación del oso pardo y sesgos en el registro fósil**

Un dato fundamental para el estudio paleontológico de una especie es el origen de las acumulaciones de sus restos óseos, lo cual influye en la representatividad en el registro fósil. La mayoría de los yacimientos descritos proceden de cuevas en sistemas kársticos, en los que los animales podrían haber encontrado refugio invernal, al igual que ocurre con el oso de las cavernas pleistoceno. Pero, a diferencia de éste, en el caso de esta especie disponemos de datos directos sobre su etología y sus preferencias a la hora de hibernar.

En la Cordillera Cantábrica, según Naves & Palomero (1993), se pueden distinguir actualmente dos tipos principales de oseras de hibernación: por una parte las cuevas naturales, y por otra las que han sido total o parcialmente excavadas por el oso. En la Tabla 2 se puede ver el porcentaje de cada tipo de osera en la Cordillera Cantábrica y en los Pirineos, así como en otras poblaciones oseras como las de Italia, Croacia, Escandinavia y Norteamérica. Queda patente que el oso pardo utiliza tanto las cuevas naturales como refugios excavados, aunque haya disponibilidad de cuevas. En zonas sin desarrollo de sistemas kársticos, como Escandinavia, los refugios son mayoritariamente excavados (Elfström & Swenson, 2009). En Norteamérica también es habitual la excavación de oseras (Craighead & Craighead, 1972; Lentfer *et al.*, 1972; Pearson, 1975; Reynolds *et al.*, 1976; Vroom *et al.*, 1980; Servheen & Klaver, 1983; Judd *et al.*, 1986; Van Daele *et al.*, 1989; Miller, 1990), a excepción de algunas zonas de Alaska donde el 63 % son cuevas naturales (Schoen *et al.*, 1987). Cabría destacar el ejemplo de la Columbia Británica (Ciarniello *et al.*, 2000), en donde los osos usan las cuevas naturales cuando existen, aunque no sea su preferencia mayoritaria.

Tabla 2. Porcentajes de los usos de los diferentes tipos de oseras en distintas poblaciones de oso pardo actual.

Zona	Cuevas naturales	Total o parcialmente excavadas	En superficie	N	Referencia
Cordillera Cantábrica	78,4 %	21,6 %	-	74	Naves & Palomero, 1993
Cantábrico oriental	85,7 %	14,3 %	-	7	Clevenger, 1991b
Pirineos occidentales	36,4 %	63,6 %	-	11	Camarra, 1987
Abruzzos (Italia)	40,0 %	60,0 %	-	15	Zunino, 1976
Alpes del Trentino (Italia)	50,0 %	50,0 %	-	14	Osti, 1991
Alpes de Trentino (Italia)	90,5 %	9,5 %	-	19	Groff <i>et al.</i> , 1998
Croacia	78,6 %	10,7 %	10,7 %	28	Huber & Roth, 1997
Escandinavia	-	90,9 %	9,1 %	350	Elfström & Swenson, 2009
Columbia Británica (Canadá) - Montaña	26,3 %	73,7 %	-	19	Ciarniello <i>et al.</i> , 2000
Columbia Británica (Canadá) - Meseta	-	95,0 %	5,0 %	20	
Yellowstone (EEUU)	11,4 %	88,6 %	-	35	Judd <i>et al.</i> , 1986
NE Alaska (EEUU)	25,0 %	75,0 %	-	52	Reynolds <i>et al.</i> , 1976
Admiralty y Chichagof (SE Alaska, EEUU)	63,2 %	28,9 %	7,9 %	38	Schoen <i>et al.</i> , 1987
Montana (EEUU)	-	Todas	-		Servheen & Klaver, 1983

Además de la selección del tipo de oseras, otro factor, en el caso de las cavidades naturales es su profundidad. Naves & Palomero (1993) analizan la topografía de las cuevas, hallando una longitud media de 452 cm, con una distancia de la entrada al nido de 172 cm. Sin embargo, sólo 6 de las cavidades (8,1 %) forman parte de sistemas kársticos desarrollados y miden más de 13 m de longitud, siendo la distancia media de la entrada al nido de 11,83 m. Es realmente en este tipo de cuevas en las que la posibilidad de recuperar restos de oso pardo es mayor, ya que en las de escasa profundidad (por otra parte, las más utilizadas) es más complejo que los restos lleguen a conservarse, ya sea por sufrir carroñeo y dispersión por parte de otros animales, o una mayor exposición a factores climáticos. Así, el tipo de osera elegido e incluso la morfología de las cuevas utilizada por los osos representa ya un sesgo de cara a la posible fosilización y conservación de los huesos.

Existen diferentes tipos de sesgos que afectan a la distribución del oso pardo aquí esbozada a partir de yacimientos que conservan restos óseos. El primero radica en la dificultad de establecer la distribución real de la especie en el pasado frente a la conservación de restos. Por ejemplo, en el Holoceno reciente esta especie está ausente en el registro fósil de amplias áreas en las que se ha referenciado su presencia en la literatura histórica.

La disponibilidad de cuevas naturales no es un factor determinante en la distribución espacial del oso pardo actual, ya que pueden hibernar en otro tipo de oseras. Sin embargo, la existencia de medios kársticos favorece la posibilidad de preservar sus restos fósiles. De hecho, en la Península se observa una ausencia notable de yacimientos en amplias zonas de ambas mesetas, así como en prácticamente todo el Macizo Hespérico, lo que puede atribuirse a la ausencia de afloramientos calizos con cavidades capaces de preservar los restos óseos.

El tipo de cueva y la consecuente conservación de los huesos en ella es otro sesgo, porque como se refleja en la Tabla 2, aunque el oso pardo elige cavidades kársticas para la hibernación cuando están disponibles en la zona, no es por norma general un hibernante de cuevas profundas en las que, por otra parte, es más probable que se conserven los restos óseos.

En general es posible afirmar que la mayor parte de los yacimientos localizados se restringen a zonas con afloramientos calizos, incluso en aquellas zonas del Macizo Hespérico como Galicia o el oeste de Andalucía donde estos afloramientos son de muy escasas dimensiones (Vegas & Marcos, 1982). De este modo, la existencia de sustratos calizos parece un factor condicionante para la favorable preservación de los restos óseos de oso pardo así como otras especies de mamíferos cuaternarios (Grandal-d'Anglade *et al.*, 1997), aunque no necesariamente para su ocupación del territorio.

La propia investigación también produce sesgos. No todos los restos se descubren ni todos se estudian, y a veces, sobre todo en el contexto de estudios arqueológicos, simplemente se mencionan en un listado faunístico. La falta de dataciones radiométricas es otro problema. Muchos de los sitios carecen de ellas; otras veces las cronologías basadas en tecnocomplejos no son exactas e incluso se constata que son erróneas cuando se realizan dataciones absolutas. Los yacimientos del Holoceno que no se encuentran relacionados con presencia humana, como los que hemos estudiado nosotros, frecuentemente no son objeto de estudio.

Existe una gran concentración de yacimientos en el País Vasco y Navarra. Esta zona es rica en afloramientos calizos y por tanto en cuevas, siendo propicia a la ocupación por estos animales y a la conservación de sus restos. Pero además, y a diferencia de otras áreas de la Península Ibérica, los estudios arqueológicos y paleontológicos tienen una larga tradición en el País Vasco y Navarra que ha producido abundante literatura en el tema. Por el contrario, en Galicia existían apenas menciones de la presencia de esta especie hasta la realización de nuestras prospecciones sistematizadas, lo que prueba el importante sesgo causado por las diferencias en la intensidad investigadora.

Además de estas razones de índole tafonómica, otro factor que puede haber afectado a la distribución del oso pardo es la competencia por recursos y refugio con otras especies de ecología similar, como son el oso de las cavernas y los seres humanos. Hasta qué punto tuvo lugar esta competencia en el pasado es algo todavía incierto, sobre todo por la escasez de datos referidos a osos pardos. Si atendemos a los registros históricos, el oso pardo se ha visto afectado gravemente en épocas recientes, tras haber compartido hábitat con estos dos competidores durante miles de años. Por lo tanto, el objetivo de este trabajo consiste en la aportación de nuevas dataciones directas, así como la recopilación de datos cronológicos sobre esta especie, que sirva como base para posteriores estudios encaminados a estudiar no sólo la autoecología de esta especie sino también su sinecología.

### **3.3. Distribución del oso pardo en la Península Ibérica en el Pleistoceno Superior y el Holoceno.**

El oso pardo es una especie con una amplia distribución holártica que se ha visto reducida en épocas históricas, lo que la convierte en una especie emblemática de cara a la conservación de ecosistemas. Antaño abundante en la Península Ibérica según las fuentes

históricas, subsiste en nuestros días en pequeñas poblaciones del macizo Cantábrico y Pirineos gracias a diversos programas de protección y conservación, sin los cuales probablemente se habría extinguido debido a la creciente presión humana.

Los restos óseos de esta especie se mencionan en numerosos yacimientos paleontológicos y arqueológicos peninsulares, aunque no es tan abundante como el oso cavernario y, a diferencia de éste, los hallazgos suelen corresponder a individuos aislados. Pero la principal limitación para el estudio de la historia de esta especie es la escasez de dataciones absolutas, lo que dificulta su reconstrucción paleobiogeográfica. Para poder encuadrar los restos óseos objeto de este estudio, se ha realizado una revisión bibliográfica de la presencia del oso pardo en los yacimientos ibéricos, prestando especial atención a algún tipo de dato cronológico, cuando está disponible.

### 3.3.1. Antecedentes

El linaje evolutivo del género *Ursus* en la Península Ibérica comienza con *Ursus etruscus* del Pleistoceno Inferior, presente en yacimientos villafranquienses como Puebla de Valverde o Venta Micena (Madurell-Malapeira *et al.*, 2011). Se ha propuesto que sus sucesores forman dos líneas evolutivas: la línea arctoide, formada por *U. prearctos* y *U. arctos*, que continúa con el omnivorismo y oportunismo de su predecesor, y la línea espeloide, con *U. deningeri* y *U. spelaeus*, que se decanta hacia una alimentación de tipo herbívoro (Kurtén, 1968; de Torres Pérez-Hidalgo, 1992). Sin embargo la relación entre los miembros más antiguos de ambos linajes, al menos en lo que respecta a la Península Ibérica, no es todavía clara (García, 2003; Madurell-Malapeira *et al.*, 2011). Debido a esta problemática, y de acuerdo al objetivo de este trabajo, para esta revisión sólo se tendrán en cuenta aquellos sitios en los que se identifica a *U. arctos*, y no *U. prearctos* o *Ursus sp.*

Centrándonos ya en *Ursus arctos*, existen algunos trabajos previos en yacimientos peninsulares. El más completo sobre oso pardo, y en general sobre úrsidos del Pleistoceno y Holoceno de la Península Ibérica, es la tesis doctoral de de Torres Pérez-Hidalgo (1984), en la que realiza un estudio anatómico, métrico y comparativo, además de localizar en el mapa los yacimientos de úrsidos ibéricos. Al no disponer en la mayoría de los casos de datos cronológicos, no puede ofrecer un análisis temporal. Otra revisión clásica es el trabajo de Altuna (1973), que se centra en oso pardo del País Vasco. Este autor ya comenta el problema de la falta de cronologías absolutas. Villaluenga (2009) hace una revisión de los yacimientos de oso pardo y oso de las cavernas del Pleistoceno Superior, en la que la mayoría de los restos se encuadran cronológicamente adscribiéndolos a niveles con material arqueológico. Cardoso (1993) hace una revisión biométrica de los grandes mamíferos del Pleistoceno Superior de Portugal que incluye al oso pardo, quedando patente que el oso de las cavernas está ausente de la zona. También carece de cronologías absolutas, pero sí data según niveles arqueológicos. Albizuri & Maroto (2008) hacen una revisión de yacimientos de la Edad de Hierro de Cataluña en los que aparecen restos de oso pardo. A falta de una cronología absoluta, los autores encuadran los restos en un estrecho período de tiempo por su asociación con las ocupaciones humanas. Por último, los trabajos de Valdiosera *et al.* (2007, 2008, 2011), sobre secuencias de

ADN de oso pardo fósil, sí aportan algunas dataciones por  $^{14}\text{C}$ . Sin embargo, la información sobre los yacimientos de donde proceden esas muestras es escasa.

### 3.3.2. Estudio bibliográfico

Para el estudio bibliográfico nos hemos restringido solamente a España (incluyendo Gibraltar) y Portugal, por lo que sólo se incluye la vertiente Sur de los Pirineos. Estos datos proceden en su mayor parte de yacimientos con contexto arqueológico. Debido a que apenas existen en la literatura especializada dataciones absolutas para el oso pardo, se ha optado por asignarles las cronologías sugeridas para los niveles arqueológicos donde se han recuperado sus restos, lo que proporciona una razonable indicación de su edad a falta de otra información. Para facilitar la representación de los yacimientos en el mapa (Figura 1), se han dividido en: Paleolítico Medio (Musteriense), Paleolítico Superior (Châtelperroniense, Auriñaciense, Gravetiense, Solutrense y Magdaleniense), Mesolítico (Mesolítico, Epipaleolítico y Aziliense), Neolítico, Edad de los Metales (Eneolítico/Calcolítico, Edad de Bronce, Edad de Hierro) y Época Histórica.

Además de las cuevas que se han estudiado en esta tesis, se ha recopilado a partir de la bibliografía una serie de yacimientos ibéricos con presencia de restos de oso pardo que se relatan en la Tabla 3, en total 155, que junto a las 17 cuevas que se presentan en este trabajo, hacen un total de 171 referencias. En el mapa de la Figura 1 se muestra la localización de las cuevas y su cronología. Se han incluido todas, excepto Peña Agujas y Gonzalo Palomar, de las que no se ha encontrado su localización exacta. En la Tabla 4 se pueden ver los porcentajes de yacimientos pertenecientes a las diferentes cronologías, tanto desde un punto de vista geocronológico como de tecnocomplejos.

**Tabla 3. Lista de los sitios con restos de oso pardo en la Península Ibérica y sus cronologías. Se incluye la localidad del yacimiento, las dataciones por  $^{14}\text{C}$  y su edad calibrada siguiendo la curva de Danzeglocke (2007). En donde no existe dicha edad absoluta se mencionan los niveles asociados a los tecnocomplejos a los que se adscriben. Se menciona el número mínimo de individuos (NMI) cuando está disponible, la presencia de *Ursus spelaeus*, y la bibliografía consultada. En negrita los datos resultado de esta tesis.**

Cueva	Localidad	Datación		Tecnocomplejo/ Otra clasificación	NMI	Ursus spelaeus	Bibliografía
		<sup>14</sup> C	Cal BP				
GALICIA							
A Tara	Céramo, Visuña, O Courel (Lugo)	2535 ± 40	2628 ± 93		1	No	García-Vázquez <i>et al.</i> , (2011); García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
A Valiña	Castroverde (Lugo)			Châtelperroniense ; Paleolítico Sup. Inicial		Sí	Fernández Rodríguez (2006); <b>Este trabajo</b>
A Venta	Becerreá (Lugo)				1	No	Grandal-d’Anglade, (1991)
Arcoia	Céramo, Visuña, O Courel (Lugo)	31710 ± 720 > 40000 26550 ± 485	36093 ± 1065 > 44000 31243 ± 476		3	Sí	García-Vázquez <i>et al.</i> , (2011); <b>Este trabajo</b>
Furada dos Cas	Mondoñedo, (Lugo)				1	No	Grandal-d’Anglade, (1991)
Longo de Meu	Moreda, O Courel	8180 ± 40	9140 ± 81		1	No	García-Vázquez <i>et</i>



	(Lugo)						<i>al.</i> (2015)
O Eixe	Folgozo, O Courel (Lugo)	8130 ± 30	9065 ± 37		1	Sí	Fernández Rodríguez & Ramil Rego (1995-1996); <b>Este trabajo</b>
Os Saballeiros	Láncara (Lugo)				1	No	<b>Este trabajo</b>
Pena Paleira	Devesa da Rogueira, O Courel (Lugo)	6183 ± 40 6387 ± 43 6390 ± 45 6548 ± 45 7201 ± 46 >40000	7088 ± 62 7340 ± 55 7341 ± 55 7468 ± 31 8039 ± 58 >44000		7	No	García-Vázquez <i>et al.</i> , (2011); García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
Purruñal	Vilariño do Monte, O Cebreiro (Lugo)	7815 ± 80	8641 ± 122		1	No	de Torres Pérez-Hidalgo (1983) García-Vázquez <i>et al.</i> , (2011); García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
Sumio de Casares	Zanfoga, O Courel (Lugo)	25780 ± 220	30833 ± 381		1	No	García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
Tarelo	Parada de Moreda, Folgozo do Courel (Lugo)	7460 ± 95 7652 ± 41	8274 ± 86 8461 ± 44		3	No	Grandal-d'Anglade <i>et al.</i> (1997); García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
<b>ASTURIAS</b>							
Cincho de Valdeborrada	La Borbolla				2	No	García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
Cuetu Blanco	Purón, Macizo del Cuera	8730 ± 40	9703 ± 82		1	No	García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
El Llau	Puertas de Vidiago			Holoceno	1	No	de Torres <i>et al.</i> , (1991)
La Bodega	Sotres					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
La Canal Fuerte	Bezanes, Campo de Caso	8370 ± 40 9045 ± 55	9394 ± 58 10216 ± 28		3	No	Pinto Llona <i>et al.</i> , (2005); García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
La Cigacha	Puerto Ventana, Macizo de Ubiña	6750 ± 40 7430 ± 40	7619 ± 30 8265 ± 52			No	Pinto Llona <i>et al.</i> (2005); García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
La Llanera	Oviedo					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
La Paloma	Soto de Regueras	6145 ± 160	7024 ± 192	Aziliense, Magdaleniense superior e inferior	3	No	Castañes (1980); Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
La Riera	Posada de Llanes			Solutrense, Magdaleniense		No	Altuna (1986)
La Sima de los Osos de Somiedo	Saliencia, Somiedo	4115 ± 95 4250 ± 30 7100 ± 40 8720 ± 40 8990 ± 50	4648 ± 134 4836 ± 15 7924 ± 41 9681 ± 74 10105 ± 110		9	No	Pinto Llona (1999); Pinto Llona <i>et al.</i> (2005) García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
La Veiga'l Retuertu	Quirós, Macizo de Ubiña	9240 ± 40	10404 ± 81		2	No	Pinto Llona <i>et al.</i> (2005); García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
Noruega	Cangas de Onís, Macizo de Cornión					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Toneyo	Amieva	8800 ± 40	9831 ± 82		2	No	García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
<b>CANTABRIA</b>							
El Castillo	Puente Viesgo			Solutrense, Auriñaciense, Magdaleniense	4	Sí	Cabrera Valdés (1984)
Gonzalo Palomar	Ubicación desconocida, Picos de Europa	2410 ± 30	2442 ± 61		2	No	García-Vázquez <i>et al.</i> (2015)
La Corta	Treviso					No	de Torres Pérez-

							Hidalgo (1984)
La Fuente	Llaguno					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
La Jérica	Llaguno					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Meaza	Ruiseñada, Comillas			Magdalenense		No	Altuna (1972)
Ojibar	Rasines, Ramales de la Victoria			Pleistoceno Superior		No	Altuna (1972)
T-20, Sima	Trucios					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Treviso, Sima	Treviso					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Trucios	Trucios					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
<b>PAÍS VASCO</b>							
Aiondo	Sierra de Aralar (Araba)				7	Sí	Villaluenga (2015)
Arrillor	Zigoitia (Araba)			Musteriense			Castañes (2005)
Artzegi II	Macizo del Gorbea (Araba)				5	Sí	Villaluenga (2015)
Cavidad desconocida (ARHG)	Macizo de Anboto (Araba)				1	No	Villaluenga (2015)
Cavidad desconocida (SAK)	Sierra Salvada (Araba)				1	Sí	Villaluenga (2015)
Embalse IV	Macizo del Gorbea (Araba)				1	No	Villaluenga (2015)
Errekaseku Lezea	Macizo del Gorbea (Araba)				1	No	Villaluenga (2015)
Grajas de Olarra	Sierra de Gibijo (Araba)				2	No	Villaluenga (2015)
Hayal de Guinea	Sierra de Arkamo (Araba)				2	Sí	Villaluenga (2015)
Las Grajas II	Sierra de Guibijo, Guillarte (Araba)			Holoceno	1	No	Altuna (1973)
Las Peñas de Oro, Castro de	Munguía (Araba)			Edad de Hierro	1	No	Altuna (1972)
Legorras	Macizo del Gorbea (Araba)				4	Sí	Villaluenga (2015)
Mairulegorreta	Macizo del Gorbea (Araba)				19	Sí	Villaluenga (2015)
Obekun Ic	Bitigarras (Campezo, Araba)				1	No	Villaluenga (2015)
Oreinen Zuloa	Entzia (Opakua, Araba)				1	No	Villaluenga (2015)
Orixol 8	Valle de Aramaiona (Araba)				4	No	Maeztu <i>et al.</i> (2006); Villaluenga (2015)
Peña Guingüía V	Macizo del Gorbea (Araba)				1	No	Villaluenga (2015)
Peña Rota I	Macizo del Gorbea (Araba)				3	Sí	Villaluenga (2015)
Sugusti II	Macizo del Gorbea (Araba)				5	Sí	Villaluenga (2015)
Tiburcia	Sierra Salvada (Araba)				4	Sí	Villaluenga (2015)
Arlanpe	Lemona, Valle de Arratia (Bizkaia)	27178 ± 433	31879 ± 349	Pleistoceno Superior		Sí	Valdiosera <i>et al.</i> (2011); Arcercedillo Alonso <i>et al.</i> (2013)
Atxagakoa	Forua (Bizkaia)			Musteriense		No	López Quintana <i>et al.</i> (2005)
Elorrea	Macizo del Gorbea (Bizkaia)				2	Sí	Villaluenga (2015)
Guetaleta	Yurre (Bizkaia)			Mesolítico y Eneolítico	2	No	Altuna (1972)
ITX-133	Atxerre, Itxina (Bizkaia)				1	No	Quintela & Laiasa (2000)
Lumentxa	Lekeitio (Bizkaia)			Magdalenense (Final, Superior y	3	No	Altuna (1972)

				III)			
Pagolusiet	Macizo del Gorbea (Bizkaia)				5	Sí	Villaluenga (2015)
Santimamiñe	Kortezubi (Bizkaia)			Auriñaciense, Solutrense, Magdaleniense			Castaños (1984)
Txotxin	Guizaburuaga (Bizkaia)			Eneolítico	1	No	Altuna (1972)
Urratxa III	Orozko (Bizkaia)					Sí	Muñoz Salvatierra & Berganza (1997)
Venta Laperra	Karrantza (Bizkaia)			Musteriense			Castaños (1986)
Aizkoltxo	Mendaro (Gipuzkoa)			Aziliense		No	Murelaga <i>et al.</i> (2008)
Aketegui	Aizkorri (Gipuzkoa)	1640 ± 35	1523 ± 61		2	Sí	Altuna (1973); Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
Aránzazu	Oñate (Gipuzkoa)					No	Altuna (1973)
Ekain	Deba (Gipuzkoa)			Pleistoceno Superior (>30.600 años BP)		Sí	Altuna & Mariezkurrena (1984)
Gastelu	Deba (Gipuzkoa)				1	Sí	Altuna (1973)
Hartzen	Jaturabe (Gipuzkoa)				1	No	Villaluenga (2015)
Iruaxpe I	Aretxabaleta (Gipuzkoa)			Pleistoceno Superior	1	Sí	Mariezkurrena (1987)
Kiputz IX	Mutriku (Gipuzkoa)			Final del Pleistoceno Superior		No	Castaños <i>et al.</i> (2014)
Labe	Arrasate (Gipuzkoa)			Pleistoceno Superior		Sí	Altuna & Mariezkurrena (2000)
Laskolara	Parzonera de Urbía (Gipuzkoa)						Altuna (1972)
Lezetxiki	Arrasate (Gipuzkoa)			Auriñaciense, Musteriense	4	Sí	Altuna (1972)
Mandabe	Arritzaga, Amézqueta (Gipuzkoa)					Sí	Altuna (1973)
Oltze A	Parzonera de Urbía-Oltze (Gipuzkoa)				1	No	Altuna (1972)
Praileaitz I	Deba (Gipuzkoa)			Magdaleniense Inferior		No	Castaños Ugarte (2009)
Torre o Torres	Oyarzun (Gipuzkoa)					No	Altuna (1972)
Troskaeta	S. Gregorio Ataún (Gipuzkoa)					Sí	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Urkizeta III, Sima de	Deba (Gipuzkoa)				1	No	Altuna (1973)
Uribe-arrua I, Sima de	Degurixa, Escoriaza (Gipuzkoa)				1	No	Altuna (1973)
Urtiaga	Deba (Gipuzkoa)			Solutrense, Magdaleniense	2	Sí	Altuna (1972)
<b>NAVARRA</b>							
Abauntz	Abaurrea Alta			Solutrense, Magdaleniense	3	Sí	Altuna <i>et al.</i> (2001-2002)
Coscobilo	Olazagutía					Sí	Altuna (1972)
FC-20	Baraibar					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Illobi, Sima de	Aralar			Pleistoceno Superior: 54800, 59200 y 64300 (racemización de amino ácidos), Holoceno	16	No	Villaluenga (2011)
Karatzime	Azcárate				1	No	Altuna (1973)
Puerto Urbasa	Sierra de Urbasa				3	No	Villaluenga (2015)
Putxerri	Sierra de Aralar					Sí	Altuna (1973)
Zatoya	Abaurrea Alta			Aziliense		Sí	Barandiarán & Cava (2001)
<b>CASTILLA Y LEÓN</b>							
Puerta de la Iglesia	Navacepeda de Tormes, Sierra de	350 ± 40	405 ± 63		1	No	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)

	Gredos (Ávila)						
Cueva Mayor, El Portalón, Galería del sílex	Sierra de Atapuerca (Burgos)	17440 ± 425	20893 ± 562				Valdiosera <i>et al.</i> (2007); Torres Pérez-Hidalgo (1978)
El Paño	Complejo Ojo Guareña, Puente de (Burgos)						García Gómez (1999); Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
GEE	Montes del Somo (Burgos)	5380 ± 45	6167 ± 91				Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
Hayal de Curtiberanos	Sierra Salvada (Burgos)	6397 ± 32 7480 ± 50	7345 ± 52 8293 ± 64		5	Sí	Villaluenga (2015)
La Machorras	Espinosa de los Monteros (Burgos)			Época histórica	1	No	Torres <i>et al.</i> (1991)
Las Motas	Montes del Somo (Burgos)	4624 ± 45	5381 ± 62				Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
Los Morteros, Sima de	Espinosa de los Monteros (Burgos)					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Maza Cotina	(Burgos)	1695 ± 35	1621 ± 54				Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
Saldarrañao	Espinosa de los Monteros (Burgos)				10	No	Torres Pérez-Hidalgo (1979)
Tresmajuelos	Hortigüela (Burgos)	6325 ± 50	7254 ± 57				Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
Valdegoba	Huérmedes (Burgos)				6	Sí	Quam <i>et al.</i> (2001)
Vallecampo	Montes del Somo (Burgos)	7500 ± 55	8304 ± 67				Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
Astorga	(León)			Época romana	1	No	Fernández Rodríguez (2003)
El Espertín	Cuenabres, Burón (León)			Mesolítico			Neira Campos <i>et al.</i> (2006)
El Oso	Embalse del Porma, cerca de Boñar (León)					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
La Braña-Arintero	Valdelugeros (León)	6900 ± 50	7743 ± 51		1	No	Fernández Rodríguez (2010)
La Uña	La Uña (León)			Holoceno			Neira Campos <i>et al.</i> (2006)
La Cuña, Sima de	Cervera (Palencia)				3	No	Torres Pérez-Hidalgo (1979)
Peña Agujas	(Palencia)						García <i>et al.</i> (2007)
<b>ARAGÓN</b>							
Chaves	Bastarás (Huesca)			Neolítico (5000-4000 aC)	3	No	Castaños Ugarte (2004)
Coro Tracito	Tella (Huesca)				3	Sí	Canela i Font, (2006); Rabal-Garcés (2013)
Els Trocs	San Feliú de Verí (Bisaurri, Huesca)			Neolítico		No	Rojó Guerra <i>et al.</i> (2013)
Los Rincones	Purujosa (Zaragoza)			Pleistoceno Superior	8	No	Sauqué <i>et al.</i> (2014)
Moncín	Borja (Zaragoza)			Edad de Bronce final		No	Legge (1994)
P-7	Cerro del Pezón (Aguilón, Zaragoza)			Pleistoceno Superior	1	No	Cuenca-Bescós <i>et al.</i> (2010)
<b>CATALUÑA</b>							
Abri Romaní	Capellades (Barcelona)			Musteriense		No	Rosell <i>et al.</i> (2012)
Brecha del Vall de Joan	Cerca de Gavá (Barcelona)					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Can Roqueta	Can Revella (Barcelona)			Primera Edad del Hierro (725/700-575 Cal ANE)	3	No	Albizuri & Maroto (2008)
El Coll Verdaguer	Cervelló (Barcelona)			MIS II		No	Daura <i>et al.</i> (2010)
El Gegant	Sitges (Barcelona)			Musteriense		No	Daura <i>et al.</i> (2005)
El Rinoceront	Castelldefels (Barcelona)			Pleistoceno Superior. MIS 5a	1	Sí	Daura Lujan <i>et al.</i> (2005); Luján & Borràs (2009)
Les Toixoneres	Moià (Barcelona)			Musteriense		Sí	Castellví (1972)

Simanya	Sant Llorenç Savall (Barcelona)					No	Nebot & Hernández (2007)
Turó de Can Olivé	Cerdanyola, Vallès Occidental (Barcelona)			Ibérico	1		Barberá <i>et al.</i> (1960-1961)
Els Ermitons	La Garrotxa (Girona)			Neolítico antiguo, Paleolítico Medio	2	Sí	Maroto i Genover, (1982-1983); Maroto i Genover, (1993)
La Fonollera	Torroella de Montgrí, Alt Empordà (Girona)			Bronce Final	1	No	Estévez (1977)
Mas Castellar	Pontós, Alt Empordà (Girona)			425-375 aC	1	No	Colominas (2006)
Olopte B	Isovol (Girona)			Pleistoceno Superior			de Villalta (1972)
Plansallosa	Montagut, Garrotxa (Girona)			Neolítico Antiguo epicardial	1	No	Bosch <i>et al.</i> (1998)
<b>COMUNIDAD VALENCIANA</b>							
Abric del Pastor	Serra Mariola (Alcoi, Alicante)			Paleolítico Medio			Sanchis <i>et al.</i> (2015)
Les Bruixes	Rosell (Castellón)			Edad de Bronce	1	No	Mesado Oliver (2005)
La Morrandia	Ballestar (Castellón)			200-100 aC Ibérico final	1	No	Iborra Eres (2004)
Montmirá	Onda (Castellón)				1	No	Iborra Eres (2004)
Pic dels Corbs	Sagunt (Castellón)			Edad del Bronce tardío		No	Mesado Oliver (2005)
Villavieja	Villavieja (Castellón)						Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
Cova Negra	Játiva (Valencia)			Musteriense		No	Perez Ripoll (1977)
El Bolomor	La Valldigna (Valencia)			Pleistoceno Superior Inicial OIS 5 / Riss Wurm alpino			Fernández Peris (1993)
<b>MADRID</b>							
El Camino	Pinilla del Valle			Pleistoceno MIS 5	4	No	Arsuaga <i>et al.</i> (2012)
El Reguerillo	Patones			Auriñaciense		Sí	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
<b>CASTILLA LA MANCHA</b>							
Los Casares	Riba de Saelices (Guadalajara)			Musteriense	1	Sí	Yravedra Sainz de los Terreros (2007)
Las Figuras	El Congosto (Guadalajara)			Pleistoceno Medio		No	Arribas Herrera & Jordá Pardo (1999)
Los Torrejones	Tamajón (Guadalajara)			Pleistoceno Superior			Arribas Herrera & Jordá Pardo (1999)
<b>ANDALUCÍA</b>							
Terrera Ventura	Tabernas (Almería)			2400-1900 aC Edad del Cobre	1	No	Den Driesch & Morales (1977)
Abraham, Sima de	Zagrilla Alta, Priego de Córdoba (Córdoba)			Pleistoceno Superior	3	No	Martínez Sánchez <i>et al.</i> (2012)
El Ángel	Lucena (Córdoba)			MIS 11 – MIS 5; Finales del Pleistoceno Medio, principios del Pleistoceno Superior; Achelense		Sí	Barroso Ruíz <i>et al.</i> (2011)
Los Murciélagos	Zuheros (Córdoba)			Musteriense Paleolítico Superior	5	No	Molina Expósito (1999)
El Boquete de la Zafarraya	Alcaucín (Granada)			Musteriense, MIS 3	5	No	Geraads (1995); Monclova Bohórquez <i>et al.</i> , (2012)
El Agua	Iznalloz (Granada)						de Torres Pérez-Hidalgo (1984)



La Sima	Constantina, Sierra Norte (Sevilla)						Rodríguez Vidal <i>et al.</i> (2003)
<b>GIBRALTAR</b>							
Devil's Tower	Gibraltar			Paleolítico Superior Paleolítico Medio			de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Genista	Gibraltar			Paleolítico Superior Paleolítico Medio			de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Gorham	Gibraltar			Paleolítico Superior Musteriense		No	Stringer <i>et al.</i> (2008)
Vanguard	Gibraltar			Musteriense	2	No	Stringer <i>et al.</i> (2008)
<b>PORTUGAL</b>							
Alcáçova de Santarém	Santarém			S XIII	1	No	Davis (2006)
Algar de Cascais	Cascais						Cardoso (1993)
As Fontainhas	Sierra de Montejunto					No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)
Caldeirão	Tomar			Musteriense (>27000), Paleolítico Superior Inicial (27k-22k), Solutrense (22k-18k)		No	Davis (2002)
Figueira Brava	Setúbal			Pleistoceno Superior		No	Cardoso (1993)
Furninha	Peniche			Würm inferior		No	Torres Pérez-Hidalgo (1982)
Galeria Pesada	Torres Novas			Pleistoceno Medio Pleistoceno Superior		No	Trinkaus <i>et al.</i> (2003)
Lorga do Dine	Vinhais			Pleistoceno Superior (Würm final)		No	Cardoso (1993)
Monte Molião	Lagos (Algarve)			Roma Imperial	1	No	Detry & Arruda (2013)
O Escoural	Montemor-o-Novo			Solutrense		No	Cardoso (1993)
Pedreira de Salemas	Loures			Pleistoceno Superior		No	Cardoso (1993)
Pego do Diabo				Auriñaciense	2	No	Valente (2004)
Salemas	Loures			Pleistoceno Superior		No	Cardoso (1993)
Serra dos Molianos	Alcobaça			Paleolítico Superior		No	de Torres Pérez-Hidalgo (1984)

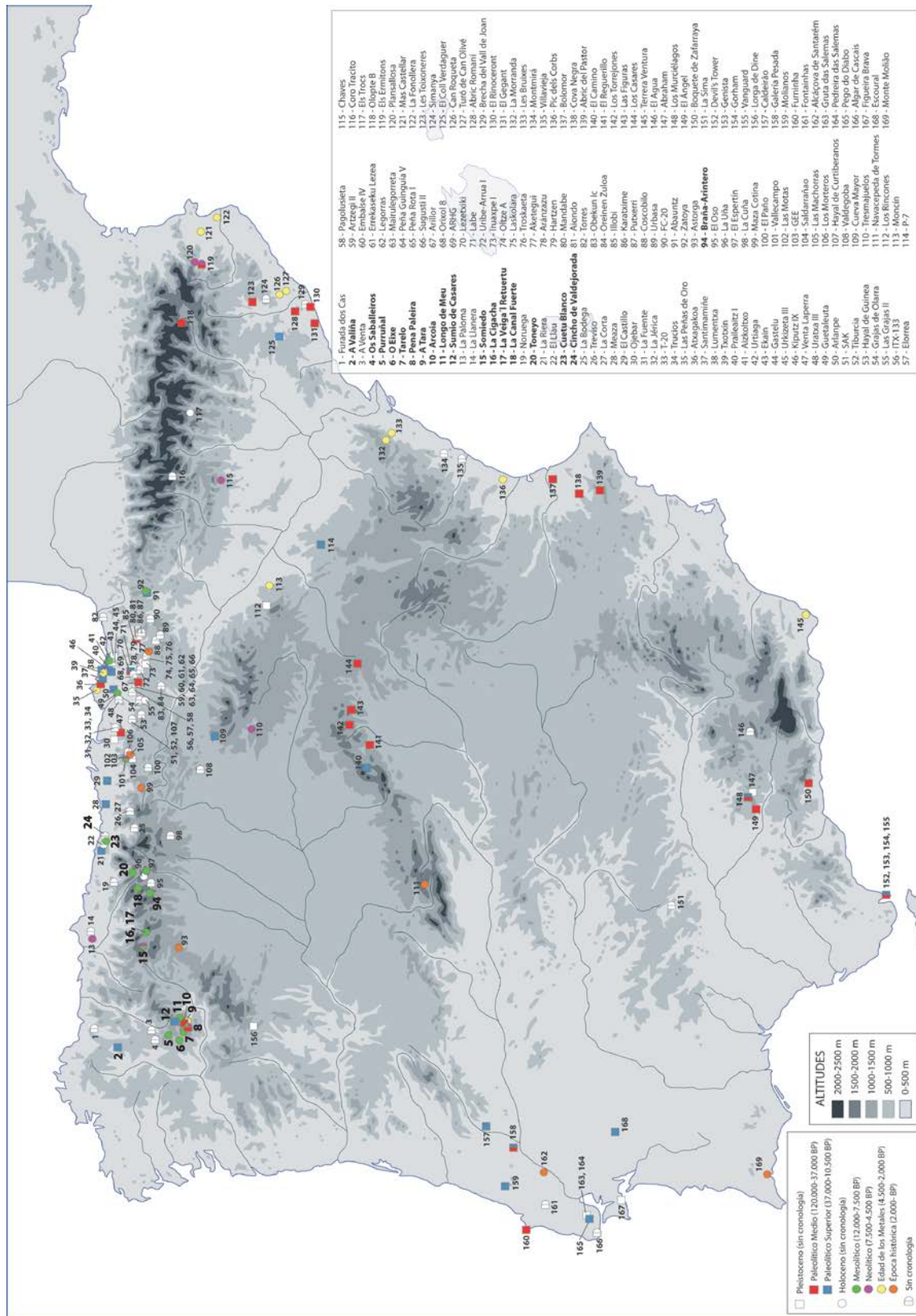


Figura 1. Mapa de la Península Ibérica con la situación de los sitios con restos de oso pardo y sus cronologías. Los números de mayor tamaño, y los nombres en negrita en la leyenda, representan los yacimientos estudiados.

Época geocronológica	% del total (N)	% con edad (N)	% datación absoluta (N)
Holoceno	28,41% (50)	45,45% (50)	77,78% (35)
Pleistoceno	34,09% (60)	54,55% (60)	22,22% (10)
Sin cronología	37,50% (66)	-	-
Tecnocomplejos	% del total (N)	% con edad (N)	% datación absoluta (N)
Época Histórica	3,83% (7)	7,07% (7)	6,67% (3)
Edad de los Metales	7,65% (14)	14,14% (14)	4,44% (2)
Neolítico	6,01% (11)	11,11% (11)	24,44% (11)
Mesolítico	10,38% (19)	19,19% (19)	42,22% (19)
Paleolítico Superior	13,66% (25)	25,25% (25)	8,89% (4)
Paleolítico Medio	12,57% (23)	23,23% (23)	13,33% (6)
Sin datos	46% (84)	-	-

Tabla 4. Número y porcentaje de evidencias de oso pardo en la Península Ibérica asociadas a intervalos temporales. La columna de datación absoluta se refiere a número de dataciones radiométricas y por racemización de aminoácidos, mientras que la del % del total se refiere a niveles de yacimientos totales y la del % con edad al porcentaje de niveles de yacimientos con algún tipo de datación.

### 3.3.3. Tipos de yacimientos

A la luz de estos datos, se observa como norma general que los osos pardos están presentes en los yacimientos kársticos con un bajo número de individuos, salvo en el caso de simas, ya que estas han funcionado como trampas naturales. La Sima de Illobi (Villaluenga, 2011) es el sitio con mayor NMI (16) del Pleistoceno, mientras que la Sima de los Osos de Somiedo (NMI 9) lo es para el Holoceno (Pinto Llona *et al.*, 2005). Cabe destacar también la Cueva de Mairulegorreta con un NMI de 19 (Villaluenga, 2015), sin embargo carece de cronología atribuible a ninguna época en concreto. Estos números están muy lejos de alcanzar los de los osos de las cavernas en los que a veces existen acumulaciones de cientos de individuos (Kurtén, 1968). En la Península Ibérica destaca el yacimiento de *Ursus deningeri* de la Sima de los Huesos en Atapuerca (Burgos), donde García & Arsuaga (2011) describen un NMI de 176 individuos, o el yacimiento de *Ursus spelaeus* de Ekain, donde se recuperaron un NMI de 122 individuos (de Torres Pérez-Hidalgo, 1984a).

El oso pardo tiene un registro mayor en yacimientos kársticos que en yacimientos en cielo abierto. Así de los 171 sitios en los que se nombra, 156 (91,23 %) se encuentran en cavidades naturales, mientras que 15 (8,77 %) están en yacimientos en cielo abierto asociados a contextos antrópicos.

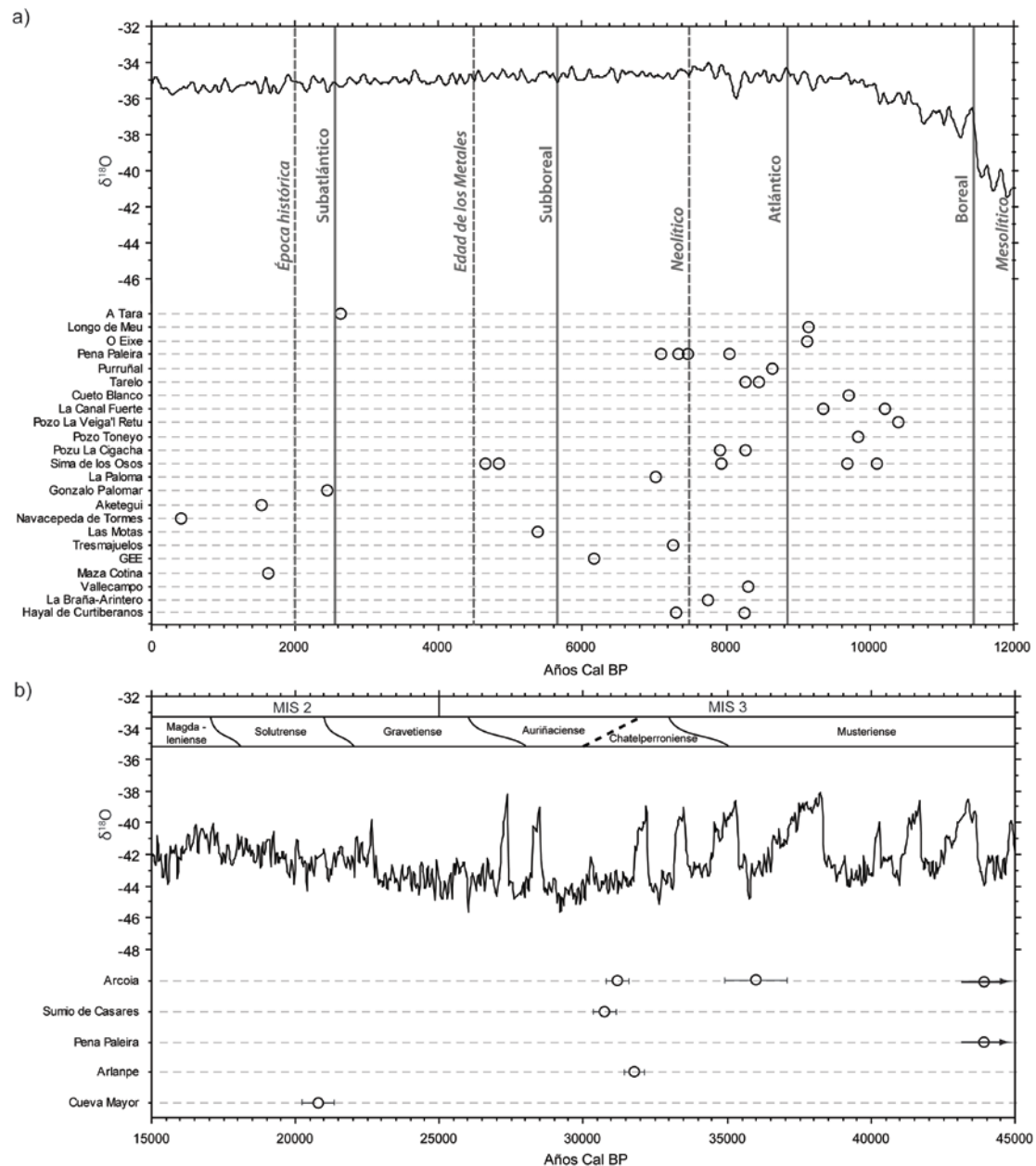
### 3.3.4. Distribución del oso pardo en la Península Ibérica

La presencia de oso pardo en la península se menciona ya en el Pleistoceno Medio, en los yacimientos de la cueva de las Figuras (Guadalajara), la cueva del Ángel (Córdoba) y la Galería Pesada (Portugal) (Arribas Herrera & Jordá Pardo, 1999; Trinkaus *et al.*, 2003; Barroso Ruíz *et al.*, 2011). Esto presenta un escenario en el que al menos la mitad Sur está poblada por

esta especie en estas cronologías más antiguas, y donde las formas espeloides ocuparían la mitad Norte (de Torres Pérez-Hidalgo, 1996).

Ya en el Pleistoceno Superior, dentro del Paleolítico Medio, los yacimientos de oso pardo se localizan en el Macizo Cantábrico, por el Norte, en la cuenca mediterránea y Pirineos por el Este, en los Sistemas Béticos por el Sur, por la zona de la Estremadura portuguesa por el Oeste, y en el centro en los Sistemas Central e Ibérico. En el Paleolítico Superior la distribución sigue siendo la misma, aunque hay mayor número de yacimientos. Se observa una ausencia notable de yacimientos en amplias zonas de ambas mesetas, así como en prácticamente todo el Macizo Hespérico. Este panorama continúa también en el Holoceno, hasta época histórica. Las dataciones más recientes son de época histórica y se encuentran en zonas que actualmente no están ocupadas por el oso pardo (Guipúzcoa, Burgos y Ávila). Los especímenes con datación directa más reciente de zonas ocupadas actualmente por el oso pardo son las de A Tara y Gonzalo Palomar, de hace unos 2.500 años antes del presente.

En la Figura 2 se pueden observar gráficamente las dataciones con respecto a una línea temporal y la curva climática obtenida a partir del sondeo NGRIP (Andersen *et al.*, 2004). En la Figura 2a se han incluido los períodos climáticos de Blytt-Sernander (línea continua) y los períodos cronoculturales (línea discontinua). En la Figura 2b se representan los estadios isotópicos y los tecnocomplejos paleolíticos.



**Figura 2. Dataciones calibradas de restos de oso pardo ibérico representadas junto a la curva del  $\delta^{18}O$  del NGRIP (Andersen *et al.*, 2004). a) Holoceno. No se ha representado el error de las dataciones puesto que es menor al tamaño del símbolo. b) Pleistoceno.**

Existía cierta inercia a atribuir a los restos de oso pardo una edad principalmente Holocena, ya que la idea imperante era que se había expandido en Europa tras el último máximo glacial (Kurtén, 1968; de Torres Pérez-Hidalgo, 1984b). El hecho de que en la mayoría de ocasiones los restos óseos se encuentren en superficie parece apoyar la idea de que la mayor parte de los hallazgos son holocenos. Sin embargo, las dataciones prueban que esta noción es errónea, ya que los restos de edad Pleistocena de las cavidades gallegas fueron recuperados en superficie, lo que refleja la estabilidad de esos sistemas kársticos durante decenas de miles de años.

Aunque se podría suponer que esta especie tendría una amplia distribución geográfica en la Península durante el Holoceno, esto no se constata en la literatura paleontológica y

arqueológica. Las dataciones directas y las cronologías asignadas en yacimientos antrópicos, a partir de la revisión bibliográfica realizada, indican que los sitios con restos del Holoceno son 45,45% frente a los 54,55% del Pleistoceno (Tabla 4) con respecto al total de los que tienen algún tipo de cronología. Del Mesolítico y Neolítico solo existen registros en el tercio Norte, mientras que de la Edad de los Metales solo en el tercio Este. Tampoco el registro fósil es congruente con los textos históricos, ya que se nombra la presencia de esta especie en libros de montería medievales (Nores & Naves, 1993) en regiones donde no se han documentado restos orgánicos. Como tantas veces se ha dicho, la ausencia de evidencia no es evidencia de ausencia. En época histórica sólo se localizan restos en la parte Noroeste, Centro de España, y Centro y Sur de Portugal, por lo que parece que estaría ausente de toda la zona mediterránea, sin embargo sí que estuvo presente en las Cordilleras Béticas hasta al menos la Edad Media, ya que según las crónicas, es en los S. XVI y XVII cuando desaparece el oso pardo en la mitad Sur (Nores & Naves, 1993).

De Extremadura la única referencia a úrsidos se da en la cueva de Maltravieso (Rodríguez-Hidalgo *et al.*, 2013), que sin embargo no se incluye en este trabajo porque la determinación no llega a nivel específico, mencionando sólo *Ursus* sp. Estos restos datarían del Pleistoceno, pero al menos hasta la Edad Media el oso pardo era frecuente en la zona (Nores & Naves, 1993).

Muchos de los restos más recientes están asociados a asentamientos humanos como los de la Edad de Hierro del Este peninsular (Albizuri & Maroto, 2008), romanos como los de Astorga (Fernández Rodríguez, 2003) y Monte Molião (Detry & Arruda, 2013) y medievales como el Alcázar de Santarém en el Portugal del S.XIII (Davis, 2006). En estos dos últimos yacimientos se encuentran los únicos restos óseos de oso pardo de Portugal atribuidos al Holoceno, aunque en la literatura histórica sí que se nombra su presencia (Nores & Naves, 1993). También cabe destacar una zarpa de oso del S. XVI colocada en la puerta de la Iglesia de Navacepeda de Tormes de Ávila como exvoto (Valdiosera *et al.*, 2007), perteneciendo este resto quizás a uno de los últimos osos de la Sierra de Gredos.

Si nos atenemos a los yacimientos que presentan datación directa, la mayoría se sitúan en el Holoceno y más concretamente en los primeros milenios del mismo (Períodos Boreal y Atlántico) para ir descendiendo en abundancia progresivamente.

A lo largo del Pleistoceno se sucedieron importantes cambios climáticos, con alternancia de épocas glaciares e interglaciares, a su vez puntuadas por episodios más breves de fluctuaciones de menor escala temporal (Shackleton & Opdyke, 1976). El atemperamiento climático holoceno trajo consigo una expansión de la vegetación arbórea que modificó significativamente los ecosistemas (Fletcher *et al.*, 2010; Huntley *et al.*, 2013). Hasta qué punto influyeron estas fluctuaciones climáticas en la distribución del oso pardo en la península es una cuestión difícil de resolver a partir de los datos recogidos.

Como se observa en la Tabla 3, los registros más antiguos confirman la presencia de oso pardo en contextos del Pleistoceno Medio y principios del Superior, abarcando diversos estadios isotópicos y climas igualmente diversos. Desde finales del MIS 3 hasta el Holoceno, el registro fósil del oso pardo parece interrumpirse, ya que las dataciones Pleistocenas son anteriores al último máximo glacial (LGM) salvo la de Cueva Mayor (Burgos). Sin embargo,



existen numerosas citas de esta especie en contextos del Paleolítico superior (solutrenses y magdalenienses) en yacimientos cantábricos y portugueses, que podrían corresponder a las épocas frías del último máximo glaciar. La datación directa y estudio molecular de estos individuos supondría una interesante aportación al conocimiento de la dinámica de esta especie durante las últimas pulsaciones glaciares y al papel de la Península como refugio faunístico.

Ya en el Holoceno, la mayor parte de las dataciones se sitúan en los primeros momentos del mismo: del periodo climático Boreal de Blytt-Sernander (9.000 a 11.500 AP) hay 9 dataciones, la mayor parte de las cuales se presentan en este trabajo. La mayor cantidad de dataciones (17), se enmarcan en el periodo climático Atlántico (entre 5.500 y 9.000 AP), período que comprende el óptimo climático del Holoceno, aunque también la pulsación fría de hace 8200 años (von Grafenstein *et al.*, 1998). En cuanto a los yacimientos holocenos sin datación directa, es también en el mesolítico cuando son más abundantes (10,38 % del total). Los yacimientos más recientes se encuentran al Norte, aunque aún hay sitios de la Edad del Cobre (Terrera Ventura, Almería) y romanos (Monte Molião, Algarve) en el sur de la península. El descenso en número de yacimientos posterior, así como el declive real en las poblaciones, podría ser más un efecto colateral de la expansión humana que del clima.

Con estos datos no es posible, realmente, discernir si las fluctuaciones climáticas pleistocenas o el aumento de la temperatura y la expansión de los bosques en el óptimo climático holoceno influyó de alguna manera en la distribución del oso pardo como especie. Su plasticidad en cuanto a su ecología trófica y la habilidad de soportar largos inviernos en hibernación (que en la actualidad puede durar hasta 7 meses) le confieren actualmente la capacidad de ocupar amplias zonas de Eurasia y Norteamérica y distintos biomas, incluso de tundra (Pasitschniak-Arts, 1993). Sin embargo, la filogeografía de esta especie es compleja cuando se estudia su genoma, tanto actual (Davison *et al.*, 2011) como fósil (Valdiosera *et al.*, 2007, 2008) por lo que la relación entre el clima del pasado y el oso pardo es todavía un interesante objeto de estudio.

### **3.4. Relación del oso pardo y el oso de las cavernas**

#### **3.4.1. Competencia interespecífica entre los dos úrsidos**

Ateniéndonos a los yacimientos pleistocenos, la distribución del oso pardo es más amplia que la del oso de las cavernas. Una posible explicación es que ambas especies tuvieran una ecología diferente, estando el oso de las cavernas más ligado a los sistemas kársticos que el oso pardo (Stiller *et al.*, 2010). De este modo, la mayor plasticidad ecológica del oso pardo le permitiría poblar zonas con sustratos no calizos que sin embargo parecen haber actuado como barrera para el oso cavernario. Sería la no preservación de restos óseos en otro tipo de sustratos (por ejemplo, abrigos o cavidades graníticas) lo que produce la distribución interrumpida que observamos en los yacimientos peninsulares. Por el contrario, el oso de las

cavernas está prácticamente ausente del Sur de la Península en el Pleistoceno. Una salvedad es la cueva del Ángel, en la provincia de Córdoba, donde se identifica un único resto como oso de las cavernas basándose solamente en su robusto tamaño (Barroso Ruíz *et al.*, 2011).

Durante el Pleistoceno Superior el oso pardo pudo haber competido con el oso de las cavernas por refugio y por recursos. En la cornisa cantábrica se constata la coexistencia de ambas especies en esta época, aunque no es frecuente encontrarlos en las mismas cuevas: aquellas en las que aparecen ambas especies sólo representan el 22,67% del total. Esto no significa que no coexistieran en una misma zona geográfica, pero sí podría deberse a una segregación de hábitats en un mismo territorio. Al menos en el caso de Galicia, donde se han localizado restos de oso pardo de edad pleistocena, se observa que existe una selección de tipos diferentes de cuevas, ocupando el oso pardo las zonas más elevadas y escarpadas (García-Vázquez *et al.*, 2011) mientras que el oso de las cavernas se restringe a las zonas de menor altitud. De este modo evitarían la competencia por los refugios y quizá también por los recursos alimentarios.

, aunque el oso de las cavernas es eminentemente herbívoro (Bocherens *et al.*, 2014) y el oso pardo omnívoro,. En yacimientos pleistocenos alemanes y mediante estudios de isótopos estables se describe una tendencia al hipercarnivorismo de aquellos osos pardos que compartían hábitat con los osos de las cavernas (Bocherens *et al.*, 2011). En el Capítulo 5 se analizará más pormenorizadamente este tema.

En cuanto a la alimentación, los estudios isotópicos y de anatomía, sitúan al oso de las cavernas como un herbívoro (Kurtén, 1976; Bocherens *et al.*, 1997; Rabeder *et al.*, 2000; Fernández-Mosquera *et al.*, 2001; Grandal-d'Anglade *et al.*, 2010, 2011; Pérez-Rama *et al.*, 2011), en comparación con la dieta más omnívora del oso pardo (Clevenger, 1991b; Bocherens *et al.*, 2004; Mowat & Heard, 2006; Rodríguez *et al.*, 2007; García-Vázquez & Grandal-d'Anglade, 2010). Este último, por término medio solo añade un 20 % de materia animal a su dieta (Pinto Llona *et al.*, 2005), por lo que pudo haber entrado en competencia por el otro 80% restante, o por el contrario, estas diferencias pudieron haber permitido a ambas especies coexistir en el mismo hábitat sin excesiva competencia por los recursos alimenticios. Sobre este tema se discutirá más adelante en el Capítulo 5.

Kurtén (1968) propone que cuando el oso de las cavernas se extingue, las cuevas son habitadas por el oso pardo. Sin embargo, en las cuevas en las que existen dataciones directas o indirectas y hay presencia de oso de las cavernas, los restos de oso pardo son también antiguos y no Holocenos, salvo en el caso de las cuevas de Zatoya (Barandiarán & Cava, 2001), Aketegi (Altuna, 1973; Valdiosera *et al.*, 2008), Hayal de Curtiberanos (Villaluenga, 2015) y O Eixe. Con la información que hemos podido reunir, podemos afirmar que la presencia de oso pardo tras la extinción del oso de las cavernas, en los sitios en los que aparecen las dos especies, es sólo del 10,26% (4 sitios).

La mayor o menor abundancia de una u otra especie es difícil de cuantificar sólo mediante el estudio de los restos óseos conservados. En este punto, es interesante la aportación de los estudios de ADN antiguo. Basándose en la variabilidad del ADN mitocondrial, Stiller *et al.* (2010) comparan el tamaño de la población efectiva de hembras de oso de las cavernas y oso pardo en Europa. Concluyen que en el Pleistoceno ambas fueron prácticamente

idénticas y constantes hasta que el oso de las cavernas sufre un descenso drástico a partir de hace 50.000 años, en la transición Paleolítico Medio-Superior, hasta su extinción hace 24.000 años (Pacher & Stuart, 2009). La población efectiva de oso pardo es constante hasta el Holoceno, y a partir de ahí se produce un pequeño descenso (Stiller *et al.*, 2010).

### **3.4.2. El oso pardo y el oso de las cavernas en O Courel.**

Sólo en la zona de O Courel encontramos la presencia de ambas especies de oso durante el Pleistoceno Superior, ya que en Asturias todas las dataciones de oso pardo son holocenas y además, sólo se conoce un yacimiento de oso cavernario, Tito Bustillo, que se encuentra casi al nivel del mar actual (Pinto Llona *et al.*, 2006). Por este motivo, la zona de O Courel resulta interesante para estudiar la relación entre ambas especies en cuanto a la ocupación del territorio.

Se ha observado en algunas zonas de Europa que los osos pardos ocupan cuevas ubicadas a alturas superiores a las ocupadas por osos de las cavernas, a excepción de las regiones alpinas (Fosse *et al.*, 2001) a pesar de que no son necesariamente las poblaciones contemporáneas.

Con el fin de visualizar la distribución altitudinal de las dos especies en la Sierra de O Courel y áreas adyacentes, se ha representado en la Figura 3 el rango temporal de las ocupaciones de las dos especies de osos según las dataciones radiométricas obtenidas, y en relación con la altitud de la boca de las cuevas. En García-Vázquez *et al.* (2011) se pueden encontrar las cronologías de los osos de las cavernas en la sierra que se representan en la Figura 3.

En la Figura 3 se observa principalmente que durante el Pleistoceno, en la Sierra de O Courel los osos pardos ocuparon cuevas situadas a mayor altitud, mientras los osos de las cavernas lo hicieron en cuevas más bajas. Los osos cavernarios más recientes se encuentran ya en cuevas alejadas de la Sierra, como Eirós (Triacastela) y sobre todo, O Rebolal, situada más al sur (Serra da Enciña da Lastra).

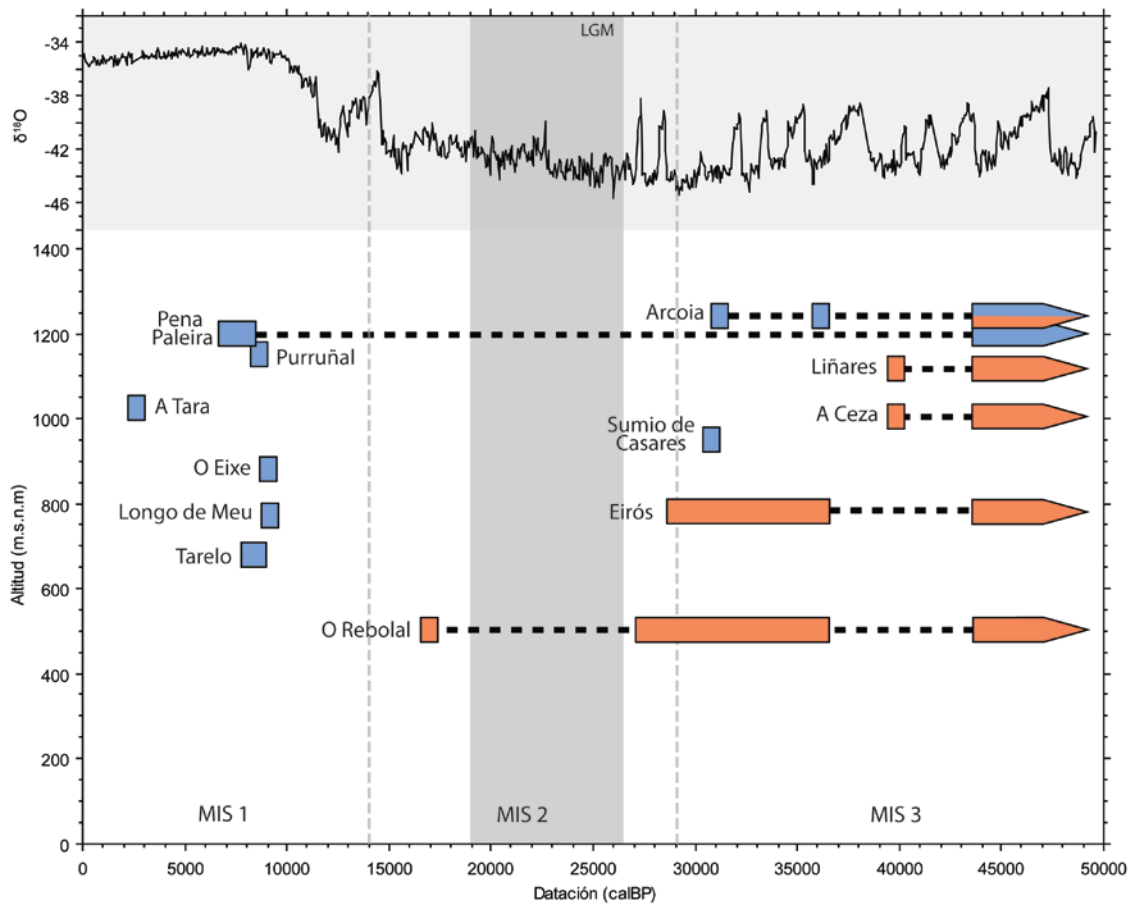


Figura 3. Datación de restos de úrsidos frente a la altitud de las cuevas en las que se encontraron. En color azul las cuevas de oso pardo, y en naranja las del oso de las cavernas. Para contextualizar mejor, se ha representado la curva climática NGRIP (Andersen *et al.*, 2004).

La presencia de ambas especies de úrsidos en la Sierra de O Courel en el Pleistoceno hace pensar que en algún momento pudieran coexistir en esta zona. No es frecuente que dos especies con una ecología en principio similar, y que compiten por los mismos recursos, coexistan (cita??). Sin embargo, quizás esta ecología era más distinta de lo que pueda parecer a priori.

En O Courel nos encontramos, para el oso de las cavernas, dos tipos de cuevas: las que se ocupan por largos períodos de tiempo (Liñares, A Ceza, Eirós y O Rebolal) y cuevas con registro puntual, como pudieron haber sido Arcoia y O Eixe, aunque esta última todavía se encuentra en estudio. En Arcoia solo se han encontrado dos individuos subadultos, lo que lleva a pensar que pudo haber sido una ocupación ocasional, quizás por animales huérfanos o en sus primeros años en solitario y que no pudieron superar el invierno.

El período de tiempo considerado (últimos 45.000 años) se caracteriza por un clima frío durante el MIS 3 (60.000 – 27.000 años BP) alcanzando temperaturas más bajas durante MIS 2 (27.000 – 12.000 años BP), después del cual comenzó el Holoceno (Van Meerbeeck *et al.*, 2009).

Los datos glacial y paleontológico permiten una clasificación razonable de hasta 4 fases, todas ellas correspondientes a la última glaciación y la etapa postglacial:

- **1ª fase: > 35 ky BP**

Tanto el oso pardo como el oso de las cavernas están presentes en las cuevas de la Sierra de O Courel. La datación de los restos de ambas especies resultaron en edades mayores que el límite del método, por lo que no es posible establecer si ambas especies fueron realmente contemporáneas. Sin embargo, es posible suponer su convivencia, porque el oso de las cavernas ocupaba cuevas a menos altitud, más suave topografía y orientadas hacia el sur, mientras que el oso pardo se encuentra en las zonas más altas y escarpadas situadas en la ladera de umbría. No es una situación anómala, ya que el oso de las cavernas prefiere zonas topográficamente más bajas que el oso pardo, como ya se ha descrito para otras zonas de Europa (Fosse *et al.*, 2001, 2004). Tanto esta fase como la siguiente corresponden a la última etapa de glaciación que afectaría principalmente a las partes más elevadas de la Sierra de O Courel. Sin embargo, el desarrollo de pequeños glaciares corrie es compatible con la ocupación por parte de los osos pardos de cuevas situadas a la misma altitud que los glaciares.

- **2ª fase: 35 - 27 cal ky BP**

Esta etapa coincide con un ligero avance de los glaciares de la Sierra de Queixa y la creación de pequeños arcos morrénicos (Vidal Romaní *et al.*, 1999, 2010), lo que representa una intensificación del frío. Los osos de las cavernas no se encuentran ya en O Courel (pero están presentes en las cuevas de Eiros y O Rebolal, lejos de la influencia glacial de la Sierra), mientras que los osos pardos todavía permanecen en la zona.

- **3ª fase: MIS 2 (27 - 12 ky cal AP)**

Durante esta fase fría, los osos de las cavernas se encuentran sólo en las zonas del sur (cueva de O Rebolal), con clima más suave (Grandal-d'Anglade *et al.*, 2006). Sin embargo, no se hallaron restos de oso pardo ni en la Sierra ni en los alrededores. Es posible que sobrevivieran en zonas no kársticas, ya que no dependen de las cuevas para hibernar. Hacia el final de esta fase tuvieron lugar la estabilización de los glaciares y el comienzo de la etapa de ablación glacial (Vidal Romaní & Santos, 1994; Santos *et al.*, 2000).

- **4ª fase: Holoceno**

El retraso en la recuperación de la cubierta vegetal y la abundancia de agua de fusión del hielo podría explicar que, a pesar de la mejora del clima, no hubo recolonización inmediata del territorio por el oso pardo. Su regreso a la Sierra tuvo lugar hasta bien entrado el Holoceno, datándose la presencia más antigua en la Sierra en  $9140 \pm 81$  cal BP. En el capítulo dedicado a la genética de los osos pardos se comentará la relación entre los osos pre y post-glaciares.

En este período, el oso de las cavernas ya está extinto, y por lo tanto el oso pardo sólo encontraría competencia por el hábitat y refugio con los seres humanos. Se han recuperado restos óseos humanos con una cronología similar en una cueva de la

Sierra de O Courel, la de Chan do Lindeiro (Grandal-d'Anglade *et al.*, 2010; Vidal Romaní *et al.*, 2010)

Los osos pardos ocuparon áreas más favorables en su recolonización de la Sierra, en primer lugar Longo de Meu y O Eixe, seguidas de Purruñal, a mayor altitud. Después del episodio frío que tuvo lugar hace 8.200 años BP (Rohling & Pälike, 2005), durante el cual está en cuevas más bajas como Tarelo, el oso comenzó a ocupar las zonas más altas de la Sierra, como A Tara y Pena Paleira, quedando restringido a altas cuevas en las condiciones climáticas óptimas. Probablemente, la creciente expansión humana, grabado en los registros de polen de la zona (Vidal Romaní & Santos, 1994; Santos *et al.*, 2000) no permitió su expansión a áreas más favorables en los valles.

### 3.5. Conclusiones

Se han obtenido 29 dataciones radiométricas en restos óseos de Oso pardo del NW de la Península Ibérica. A excepción de 4 pleistocenas de Galicia, el resto son holocenas.

Se han localizado 171 yacimientos peninsulares con restos de oso pardo. Sólo se dispone de 45 dataciones directas de esta especie para la Península Ibérica. Las dataciones permiten comprobar que el oso pardo está presente en el Norte de la Península Ibérica desde el Pleistoceno Superior hasta la actualidad. Se constata que aunque se trate de restos superficiales, pueden alcanzar decenas de miles de años de antigüedad.

En el conjunto de toda la Península el oso pardo los restos más antiguos pertenecen al final del Pleistoceno Medio, y se sitúan en el Sur. En el Pleistoceno Superior se distribuye por toda la Península.

Durante el Holoceno sigue ocupando toda la Península. Abundan más los yacimientos encuadrados en el Mesolítico, bajando en número a partir del Neolítico. En época histórica su presencia entra en un máximo declive, de Sur a Norte, por presión antrópica, ya sea la caza, ya sea la competencia por recursos y territorios. Es en el Norte donde sobreviven las últimas poblaciones, gracias a programas específicos de conservación.

Las fluctuaciones climáticas características del Pleistoceno y el atemperamiento climático holoceno no parecen tener un reflejo directo en la distribución de yacimientos ibéricos, lo que puede ser debido también a los sesgos en la preservación mencionados y a la interferencia con los grupos humanos.

La distribución geográfica y cronológica del oso pardo que se ofrece en este trabajo es una base significativa sobre la que progresar en nuestro conocimiento de esta especie y de su interacción con el medio y el hombre desde la prehistoria.

Teniendo en cuenta el registro fósil, parece que la competencia por refugio con el oso de las cavernas no fue demasiado importante, probablemente debido a la diferente ecología



de estas dos especies en la selección de oseras y quizá a su diferente comportamiento alimentario.

Las dataciones radiométricas han confirmado la presencia de osos pardos y cavernarios en la Sierra de O Courel por lo menos hace más de 40.000 años BP. Esto sugiere la posibilidad de que ambas especies coexistieran en la Sierra. Los osos pardos ocuparon cuevas a mayor altitud que el oso de las cavernas, sugiriendo una posible coincidencia temporal de ambas especies, ya que su área de distribución geográfica no se superpone completamente.

Durante la última fase fría, el avance de los glaciares obligó a los osos a salir fuera de O Courel. Los osos de las cavernas desaparecieron primero del registro, encontrándose sólo en áreas a menor altitud y fuera de O Courel, donde finalmente se extinguieron. Durante el momento más frío (MIS2) se interrumpe el registro fósil en las cuevas de la Sierra. Los osos pardos sobrevivieron probablemente en áreas no kársticas, y sólo volvieron a ocupar O Courel desde el Holoceno en adelante. La recolonización se llevó a cabo por primera vez en zonas lejos de las áreas glaciadas (O Eixe, Longo de Meu y Purruñal), para luego ocupar en la pulsación fría de hace 8.200 años, cuevas a menor altitud (Tarelo). Las cuevas de mayor altitud (Pena Paleira) sólo se volvieron a ocupar en el óptimo climático del Holoceno.

### 3.6. Bibliografía

- Albizuri S. & Maroto J. (2008) Restos de oso pardo en estructuras de la Edad del Hierro del yacimiento de Can Roqueta/Can Revella (Vallès Occidental). *Munibe*, **59**, 187–197.
- Altuna J. (1972) *Fauna de mamíferos de los yacimientos prehistóricos de Guipúzcoa, con catalogo de los mamíferos cuaternarios del Cantábrico y del Pirineo occidental*. Sociedad de Ciencias, Aranzadi, San Sebastian.
- Altuna J. (1973) Hallazgos de Oso pardo (*Ursus arctos*, Mammalia) en cuevas del País Vasco. *Munibe*, **XXV**, 121–170.
- Altuna J. (1986) The mammalian faunas from the prehistoric site of La Riera. *Antropological Research Paper*, **36**, 237–274.
- Altuna J. & Mariezkurrena K. (1984) Bases de subsistencia de origen animal en el yacimiento de Ekain. *El yacimiento prehistórico de la Cueva de Ekain (Deba, Guipúzcoa). Serie B1* (ed. by J. Altuna and J.M. Merino), pp. 211–280. Eusko Ikaskuntza, San Sebastian.
- Altuna J. & Mariezkurrena K. (2000) Macromamíferos del yacimiento de Labeko Koba (Arrasate, País Vasco). *Munibe*, **52**, 107–181.
- Altuna J., Mariezkurrena K., & Elorza M. Arqueozoología de los niveles Paleolíticos de la cueva de Abauntz (Arraiz, Navarra). *Saldvie*, **II**, 1–26.
- Andersen K.K., Azuma N., Barnola J.-M., Bigler M., Biscaye P., Caillon N., Chappellaz J., Clausen H.B., Dahl-Jensen D., Fischer H., Flückiger J., Fritzsche D., Fujii Y., Goto-Azuma K., Grønvold K., Gundestrup N.S., Hansson M., Huber C., Hvidberg C.S., Johnsen S.J., Jonsell U., Jouzel J., Kipfstuhl S., Landais A., Leuenberger M., Lorrain R., Masson-Delmotte V., Miller H., Motoyama H., Narita H., Popp T., Rasmussen S.O., Raynaud D., Rothlisberger R., Ruth U., Samyn D., Schwander J., Shoji H., Siggard-Andersen M.-L., Steffensen J.P., Stocker T., Sveinbjörnsdóttir A.E., Svensson A., Takata M., Tison J.-L., Thorsteinsson T., Watanabe O., Wilhelms F., & White J.W.C. (2004) High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature*, **431**, 147–151.
- Arceredillo Alonso D., Gómez-Olivencia A., & San Pedro-Calleja Z. (2013) La fauna de macromamíferos de los niveles pleistocenos de la Cueva de Arlanpe (Lemoa, Bizkaia). *La Cueva de Arlanpe (Lemoa): Ocupaciones humanas desde el Paleolítico Medio Antiguo hasta la Prehistoria Reciente. Kobie Serie BAI 3*. pp. 123.
- Arribas Herrera A. & Jordá Pardo J.F. (1999) Los mamíferos del Cuaternario kárstico de Guadalajara (Castilla-La Mancha, España). *La Huella del Pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha* (ed. by E. Aguirre and I. Rábano), pp. 327–353. Patrimonio Histórico, Arqueología: Castilla la Mancha,
- Arsuaga J.L., Baquedano E., Pérez-González A., Sala N., Quam R.M., Rodríguez L., García R., García N., Álvarez-Lao D.J., Laplana C., Huguet R., Sevilla P., Maldonado E., Blain H.-A., Ruiz-Zapata M.B., Sala P., Gil-García M.J., Uzquiano P., Pantoja A., & Márquez B. (2012) Understanding the ancient habitats of the last-interglacial (late MIS 5) Neanderthals of central Iberia: Paleoenvironmental and taphonomic evidence from the Cueva del Camino (Spain) site. *Quaternary International*, **275**, 55–75.

- Barandiarán I. & Cava A. (2001) El Paleolítico superior de la cueva de Zatoya (Navarra): actualización de los datos en 1997. *Trabajos de arqueología Navarra*, **15**, 5–100.
- Barberá J., Pascual R., Caballé M., & Rovira J. (1960) El Poblado prerromano del Turó de Can Olivé de Cerdanyola (Barcelona). *Ampurias*, **XXII-XXIII**, 183–219.
- Barroso Ruíz C., Botella Ortega D., Caparrós M., Moigne A.M., Celiberti V., Testu A., Barsky D., Notter O., Riquelme Cantal J.A., Rodríguez M.P., Carretero León M.I., Monge Gómez G., Khatib S., Saos T., Gregoire S., Bailón S., García Solano J.A., Cabral Mesa A.L., Djerrab A., George Hedley I., Abdessadok S., Batalla LLasat G., Astier N., Bertin L., Boulbes N., Cauche D., Filoux A., Hanquet C., Milizia C., Moutoussamy J., Rossoni E., Verdú Bermejo L., & de Lumley H. (2011) The Cueva del Angel (Lucena, Spain): An Acheulean hunters habitat in the South of the Iberian Peninsula. *Quaternary International*, **243**, 105–126.
- Bocherens H., Argant A., Argant J., Billiou D., Crégut-bonnoure E., Donat-ayache B., Philippe M., & Thion M. (2004) Diet reconstruction of ancient brown bears (*Ursus arctos*) from Mont Ventoux (France) using bone collagen stable isotope biogeochemistry (13C, 15N). *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 576–586.
- Bocherens H., Billiou D., Patou-Mathis M., Bonjean D., Otte M., & Mariotti A. (1997) Paleobiological Implications of the Isotopic Signatures (13C , 15N) of Fossil Mammal Collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research*, **48**, 370–380.
- Bocherens H., Drucker D.G., Bonjean D., Bridault A., Conard N.J., Cupillard C., Germonpré M., Höneisen M., Münzel S.C., Napierala H., Patou-Mathis M., Stephan E., Uerpmann H.-P., & Ziegler R. (2011) Isotopic evidence for dietary ecology of cave lion (*Panthera spelaea*) in North-Western Europe: prey choice, competition and implications for extinction. *Quaternary International*, **245**, 249–261.
- Bocherens H., Grandal-d'Anglade A., & Hobson K.A. (2014) Pitfalls in comparing modern hair and fossil bone collagen C and N isotopic data to reconstruct ancient diets: a case study with cave bears (*Ursus spelaeus*). *Isotopes in Environmental and Health studies*, **50**, 291–299.
- Bosch A., Buxó R., Palomo T., Buch M., Mateu J., Tabernero E., & Casadevall J. (1998) *El poblado neolític de Plansallosa. L'exploració del territori dels primers agricultors-ramaders de l'Alta Garrotxa*. Publicacions Eventuals d'Arqueologia de la Garrotxa, Olot.
- Cabrera Valdés V. (1984) *El yacimiento de la cueva de "El Castillo": Puente Viesgo, Santander*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Instituto Español de Prehistoria,
- Camarra J.J. (1987) Caractéristiques et utilisation des tanières hivernales d'ours brun dans les Pyrénées Occidentales. *Gibier et Faune Sauvage*, **4**, 391–405.
- Canela i Font R. (2006) *La Cueva de los Osos. Sistema Badalona -1.151*. Imprimeix, S.L., Badalona.
- Cardoso J.L. (1993) *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Plistocénico Superior de Portugal*. Câmara Municipal de Oeiras, Sintra.

- Castaños J., Castaños P., Murelaga X., Alonso-Olazabal A., Ortega L.A., & Zuluaga C. (2014) Osteometric analysis of scapula and humerus for Rangifer tarandus and Cervus elaphus: A contribution to cervid discrimination of Late Pleistocene cervids. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**, 779–786.
- Castaños P. (1980) La macrofauna de la cueva de La Paloma (Pleistoceno terminal de Asturias). *La Cueva de La Paloma. Soto de Las Regueras. (Asturias)* (ed. by M. Hoyos Gómez, M.I. Martínez Navarrete, T. Chapa Brunet, P. Castaños, and F.B. Sanchíz), pp. 65–100. Ministerio de Cultura,
- Castaños P. (1984) Estudio de los Macromamíferos de la Cueva de Santimamiñe (Vizcaya). *Kobie (Serie Paleoantropología y Ciencias Naturales)*, **14**, 235–318.
- Castaños P. (1986) *Los macromamíferos del Pleistoceno y Holoceno de Vizcaya. Faunas asociadas a yacimientos arqueológicos*. Tesis doctoral inédita. UPV-EHU,
- Castaños P. (2005) Revisión actualizada de las faunas de Macromamíferos del Würm antiguo en la región cantábrica. 201–207.
- Castaños Ugarte P. (2004) Estudio arqueozoológico de los macromamíferos del Neolítico de la Cueva de Chaves (Huesca). *Saldvie*, **4**, 125–171.
- Castaños Ugarte P.M. (2009) Nuevas cavidades con carnívoros y humanos en el cantábrico oriental. *Zona Arqueológica*, **13**, 262–268.
- Castellví M. (1972) La fauna de la cueva de “Les Toixoneres.” *Pyrenae*, **8**, 14–40.
- Ciarniello L.M., Boyce M.S., Heard D.C., & Seip D.R. (2000) Denning behavior and den site selection of grizzly bears along the Parsnip River , British Columbia, Canada. *Ursus*, **16**, 47–58.
- Clevenger A.P. (1991a) Ecología Invernal. *Ecología del oso pardo en España. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, **4** (ed. by A.P. Clevenger and F.J. Purroy), pp. 115–123. CSIC, Madrid.
- Clevenger A.P. (1991b) Hábitos alimenticios. *Ecología del oso pardo en España. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, **4** (ed. by A.P. Clevenger and F. Purroy), pp. 29–46. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Colominas L. (2006) *L'estudi de la gestió ramadera a partir del registre arqueozoològic: Mas Castellar de Pontós (Girona). Segona meitat del primer mil·lenni*. Trabajo de Investigación de Tercer Ciclo. Universitat Autònoma de Barcelona,
- Craighead F.C. & Craighead J.J. (1972) Data on Grizzly Bear Denning Activities and Behavior obtained by using Wildlife Telemetry. *Bears: Their Biology and Management*, **23**, 84–106.
- Cuenca-Bescós G., Martínez I., Mazo C., Sauqué V., Río D.R., Rabal-Garcés R., & Canudo J.I. (2010) Nuevo yacimiento de vertebrados del Cuaternario del Sur del Ebro en Aguilón, Zaragoza, España. 106–108.

- Van Daele L.J., Barnes V.G., & Smith R.B. (1989) Denning Characteristics of Brown Bears on Kodiak Island, Alaska. *Vol. 8, A Selection of Papers from the Eighth International Conference on Bear Research and Management*. pp. 257–267. International Association of Bear Research and Management, Victoria, British Columbia.
- Daura J., Sanz M., Rosell J., & Julià R. (2010) La Cova del Coll Verdaguer (Cervelló, Barcelona): un cubil de hiena y oso con presencia humana durante el Paleolítico Medio. *Zona Arqueológica*, **13**, 502–507.
- Daura J., Sanz M., Subirá M.E., Quam R., Fullola J.M., & Arsuaga J.L. (2005) A Neandertal mandible from the Cova del Gegant (Sitges, Barcelona, Spain). *Journal of human evolution*, **49**, 56–70.
- Daura Lujan J., Sanz Borràs M., & Rodríguez M.V. (2005) El Pleistoceno de la Cova del Rinoceront (Castelldefels, Barcelona). *O Paleolítico. Actas do IV Congresso de Arqueologia Peninsular (Setembre 2004, Faro)* (ed. by N. Dins Ferreira-Bicho), pp. 217–227. Promontoria Monográfica, 02,
- Davis S.J.M. (2002) The mammals and birds from the Gruta do Caldeirão, Portugal. *Revista portuguesa de arqueologia*, **5**, 29–98.
- Davis S.J.M. (2006) *Faunal remains from Alcáçova de Santarém, Portugal*. Instituto Português de Arqueologia, Lisboa.
- Davison J., Ho S.Y.W., Bray S.C., Korsten M., Tammelleht E., Hindrikson M., Østbye K., Østbye E., Lauritzen S.-E., Austin J., Cooper A., & Saarma U. (2011) Late-Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species. *Quaternary Science Reviews*, **30**, 418–430.
- Von Den Driesch A. & Morales A. (1977) Los restos animales del yacimiento de Terrera Ventura (Tabernas, Almería). *Cuadernos de Prehistoria y Arqueología*, **4**, 15–34.
- Detry C. & Arruda A.M. (2013) A fauna da Idade do Ferro e da Época Romana de Monte Molião (Lagos, Algarve): continuidades e rupturas na dieta alimentar. *Revista Portuguesa de Arqueologia*, **16**, 213–226.
- Elfström M. & Swenson J.E. (2009) Effects of sex and age on den site use by Scandinavian brown bears. *Ursus*, **20**, 85–93.
- Estévez J. (1977) Estudio de la fauna. *La Fonollera (Torroella de Montgrí. Girona). Un poblado al aire libre del Bronce Final. Serie Monográfica, 1* (ed. by E. Pons), pp. 177–183. Servicio Técnico de Investigaciones Arqueológicas de Girona,
- Fernández Peris J. (1993) Cova del Bolomor. *Boletín Sedek*, **4**, 34–47.
- Fernández Rodríguez C. (2003) Ganadería, caza y animales de compañía en la Galicia romana: estudio arqueo-zoológico. *Brigantium*, **15**, 238.
- Fernández Rodríguez C. (2006) De humanos y carnívoros: la fauna de macromamíferos de la cueva de A Valiña (Castroverde, Lugo). *Zona Arqueológica*, **7**, 290–303.

- Fernández Rodríguez C. (2010) Análisis de un esqueleto de oso pardo (*Ursus arctos* L.) hallado en la cueva de la Braña-Arintero. *Los hombres mesolíticos de la Braña-Arintero (Valdelugeros, León)* (ed. by J.M. Vidal Encinas and M.E. Prada Marcos), pp. 146–157. Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo,
- Fernández Rodríguez C. & Ramil Rego P. (1995) Catálogo y revision crítica de las colecciones faunísticas del Museo Provincial de Lugo. *Boletín do Museo Provincial de Lugo*, **7**, 189–218.
- Fernández-Mosquera D., Vila-Taboada M., & Grandal-d’Anglade A. (2001) Stable isotopes data ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{15}N$ ) from the cave bear (*Ursus spelaeus*): a new approach to its palaeoenvironment and dormancy. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**, 1159–1164.
- Fletcher W.J., Sánchez Goñi M.F., Allen J.R.M., Cheddadi R., Combourieu-Nebout N., Huntley B., Lawson I., Londeix L., Magri D., Margari V., Müller U.C., Naughton F., Novenko E., Roucoux K., & Tzedakis P.C. (2010) Millennial-scale variability during the last glacial in vegetation records from Europe. *Quaternary Science Reviews*, **29**, 2839–2864.
- Fosse P., Besson J.-P., Laborde H., Thomas-Cantie F., Cazenave G., Delmasure M.C., Leveque T., Laudet F., & Quiles J. (2004) Denning behaviour of “modern” brown bear (*Ursus arctos*, L.) in caves: biological and paleontological considerations from French Pyrenean sites. *Cahiers Scientifiques. Hors Série*, **2**, 171–182.
- Fosse P., Jauzion G., Maksud F., Quettier D., Quettier R., Rouch P., & Besson J.-P. (2001) Ursidés pléistocènes des Pyrénées: éléments de paléontologie et de paléobiologie. *Bulletin de la Société Préhistorique Ariège-Pyrénées*, **61**, 103–138.
- García Gómez R.F. (1999) La Cueva de Paño. Una importante cavidad dentro del Karst de Ojo Guareña (Burgos). *Cubía*, **1**, 24–26.
- García N. (2003) *Osos y otros carnívoros de la Sierra de Atapuerca*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo.
- García N. & Arsuaga J.L. (2011) The Sima de los Huesos (Burgos, northern Spain): palaeoenvironment and habitats of *Homo heidelbergensis* during the Middle Pleistocene. *Quaternary Science Reviews*, **30**, 1413–1419.
- García N., Santos E., Arsuaga J.L., & Carretero J.M. (2007) Endocranial morphology of the *Ursus deningeri* Von Reichenau 1904 from the Sima de los Huesos (Sierra de Atapuerca) Middle Pleistocene site. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 1007–1017.
- García-Vázquez A. & Grandal-d’Anglade A. (2010) Comparacion de la dieta de *Ursus arctos* fósil de Galicia con Grizzlies actuales utilizando isótopos estables ( $^{13}C$  y  $^{15}N$ ). *Cidaris*, **30**, VIII E, 139–144.
- García-Vázquez A., Grandal-d’Anglade A., Vaqueiro Rodríguez M., & Vidal Romaní J.R. (2011) On the relation between cave and brown bears in O Courel Sierra (Galicia, NW Spain). *Quaternaire, Hors-série, Hors-série*, 59–69.



- García-Vázquez A., Pinto Llona A.C., González-Fortes G.M., & Grandal-d'Anglade A. (2015) Distribución y cronología del oso pardo (*Ursus arctos* L.) en la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior y Holoceno. *Spanish Journal of Palaeontology*, **30**, 161–184.
- Geraads D. (1995) Carnívoros musterienses de la Cueva de Zafarraya (Málaga). *Cuaternario y Geomorfología*, **9**, 51–57.
- Von Grafenstein U., Erlenkeuser H., Müller J., Jouzel J., & Johnsen S. (1998) The cold event 8200 years ago documented in oxygen isotope records of precipitation in Europe and Greenland. *Climate Dynamics*, **14**, 73–81.
- Grandal-d'Anglade A. (1991) Revision de los fondos paleontológicos del Museo Provincial de Lugo: nuevos datos sobre fauna cuaternaria de Galicia. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **16**, 23–35.
- Grandal-d'Anglade A., López-Gonzalez F., & Vidal Romaní J.R. (1997) Condicionantes en la distribución de macromamíferos en Galicia (NW Península Ibérica) durante el Cuaternario superior. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **22**, 43–66.
- Grandal-d'Anglade A., Pérez-Rama M., & Fernández-Mosquera D. (2011) Diet, physiology and environment of the cave bear: a biogeochemical study. *Fragments of Ice Age environments Proceedings in Honour of Ivan Turk's Jubilee. Opera Instituti Archaeologici Sloveniae 21* (ed. by B. Toskan), pp. 111–125.
- Grandal-d'Anglade A., Pérez-Rama M., García-Vázquez A., Vidal-Gorosquieta A., & González-Fortes G. (2010) Geocaracterización de yacimientos arqueológicos: problemática de la conservación de restos paleontológicos y obtención de datos biogeoquímicos. *Arqueoloxía: Ciencia e Restauración. Monografías*, **4** (ed. by E. López Díaz, A.J. & Ramil Rego), pp. 57–70. Museo de Prehistoria e Arqueoloxía de Vilalba, Vilalba (Lugo).
- Grandal-d'Anglade A., Vidal-Romaní J.R., Vaqueiro-González M., & Méndez E. (2006) O Rebolal: a new cave in Galicia (NW Spain) with RECENT cave bear remains: Preliminary report. *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki (AUTH)*, **98**, 173–177.
- Groff C., Caliarì A., Dorigatti E., & Gozzi A. (1998) Selection of denning caves by brown bears in Trentino, Italy. *International Conference on Bear Research and Management*, **10**, 275–279.
- Huber D. & Roth H.U. (1997) Denning of brown bears in Croatia. *International Conference Bear Research and Management*, **9**, 79–83.
- Huntley B., Allen J.R.M., Collingham Y.C., Hickler T., Lister A.M., Singarayer J., Stuart A.J., Sykes M.T., & Valdes P.J. (2013) Millennial Climatic Fluctuations Are Key to the Structure of Last Glacial Ecosystems. *PLoS ONE*, **8**, e61963.
- Iborra Eres M.P. (2004) *La ganadería y la caza desde el bronce final hasta el Ibérico Final en el territorio valenciano*. Diputación Provincial de Valencia. Servicio de Investigación Prehistórica, Valencia.

- Judd S.L., Knight R.R., & Blanchard B.M. (1986) Denning of grizzly bears in the Yellowstone National Park area. *International Conference Bear Research and Management*, **6**, 111–117.
- Kurtén B. (1968) *Pleistocene mammals of Europe*. London.
- Kurtén B. (1976) *The cave bear story. Life and death of a vanished animal*. New York.
- Legge A.J. (1994) Animal remains and their interpretation. Moncin: un poblado de la Edad del Bronce (Borja, Zaragoza). *Colección de Arqueología*, **16** (ed. by R.J. Harrison, G. Moreno, and A.J. Legge), pp. 453–482. Zaragoza.
- Lentfer J.W., Hensel R.J., Miller L.H., Glenn L.P., & Berns V.D. (1972) Remarks on Denning Habits of Alaska Brown Bears. *International Conference on Bear Research and Management*, **2**, 125–132.
- López Quintana J.C., Castaños Ugarte P., Guenaga Lizaso A., Murelaga X., Areso P., & Uriz A. (2005) La cueva de Atxagakoa (Forua, Bizkaia): ocupación humana y guarida de carnívoros durante el Musteriense en Urdaibai. *Illunzar*, **01/05**, 11–24.
- Luján J.D. & Borràs M.S. (2009) La Cova del Rinoceront: una secuencia del Pleistoceno Medio y Superior en el litoral mediterráneo. *VII Reuniao do Quaternário Ibérico Faro (Portugal)* pp. 196–200.
- Madurell-Malapeira J., Alba D.M., Aurell-Garrido J., & Moyà-Solà S. (2011) Early steps towards the cave bear lineage: late early Pleistocene remains of *Ursus deningeri* from the Valparadís section (Terrassa, Vallès-Penedès basin, NE Iberian Peninsula). *Paleontologia i evolució*, **5**, 207–210.
- Maeztu J.J., Elburgo R., & Gorosarri J. (2006) El karst de las Peñas de Arangio (Álava). *Koloska*, **4**, 5–20.
- Mariezcurrera K. (1987) Macromamíferos asociados a los enterramientos calcolíticos de la cueva Iruaxpe I (Guipúzcoa). *Munibe*, **39**, 80.
- Maroto Genover J. (1993) La cueva de los Ermitons (Sales de Llierca, Girona): un yacimiento del Paleolítico Medio final. *Espacio, Tiempo y Forma, Serie I, Prehistoria y Arqueología*, **6**, 13–30.
- Maroto i Genover J. (1982) Estat actual de les recerques sobre la cova dels Ermitons. *Annals de l'Institut d'Estudis Gironins*, **26**, 3–22.
- Martínez Sánchez R.M., López-García J.M., Alcalá Ortiz A., Blain H.-A., & Bretones García M.D. (2010) Sima de Abraham (Zagrilla Alta, Priego de Córdoba). Avance a un nuevo yacimiento paleontológico del Pleistoceno Superior en medio kárstico. *Antiquitas*, **22**, 5–20.
- Van Meerbeeck C.J., Renssen H., & Roche D.M. (2009) How did Marine Isotope Stage 3 and Last Glacial Maximum climates differ? Perspectives from equilibrium simulations. *Climate of the Past*, **5**, 33–51.

- Mesado Oliver N. (2005) *La Cova de les Bruixes (Rosell, Castellón)*. Diputacion Provincial de Valencia. Servicio de Investigación Prehistórica, Valencia.
- Miller S.D. (1990) Denning Ecology of Brown Bears in Southcentral Alaska and Comparisons with a Sympatric Black Bear Population. *Bears: Their Biology and Management*, **8**, 279–287.
- Molina Expósito A. (1999) *Zuheros. Un recorrido por su pasado. Historia del municipio hasta la Edad Media*. Ayuntamiento-Cajasur,
- Monclova Bohórquez A., Barroso Ruíz C., Caparrós M., & Moigne A.M. (2012) Una aproximación a la comprensión de la fauna de macromamíferos de la cueva de Zafarraya (Alcaucín, Malaga). *Menga. Revista de Prehistoria de Andalucía*, **3**, 83–105.
- Mowat G. & Heard D.C. (2006) Major components of grizzly bear diet across North America. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 473–489.
- Muñoz Salvatierra M. & Berganza E. (1997) *El yacimiento de la cueva de Urratxa III (Orozko, Bizkaia)*. Universidad de Deusto,
- Murelaga X., Mujika Alustiza J.A., Bailon S., Castaños P., & de Lafuente X.S. (2008) La fauna de vertebrados del yacimiento Holoceno (Aziliense) de Aizkoltxo (Mendaro , Gipuzkoa). *Geogaceta*, **45**, 71–74.
- Naves J. & Palomero G. (1993) Ecología de la hibernación del oso en la Cordillera Cantabrica. *El Oso pardo (Ursus arctos) en España* (ed. by J. Naves and G. Palomero), pp. 147–181. Instituto Nacional Para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Nebot M. & Hernández T. (2007) Mamífers trobats a les cavitats de Sant Llorenç del Munt i l'Obac. *VI Trobada d'Estudiosos de Sant Llorenç del Munt i l'Obac. Documents de Treball. Sèrie Territori 2* pp. 121–124. Diputació de Barcelona,
- Neira Campos A., Fuentes Prieto N., Fernández Rodríguez C., & Bernaldo de Quirós F. (2006) Paleolítico Superior y Epipaleolítico en la provincia de León. *El Paleolítico superior en la Meseta Norte española, Studia Archaeologica*, **94** (ed. by G. Delibes de Castro and F. Diez Martín), pp. 113–148. Universidad de Valladolid,
- Nores C. & Naves J. (1993) Distribucion Histórica del Oso pardo en la Península Ibérica. *El oso pardo (Ursus arctos) en España* (ed. by J. Naves and G. Palomero), pp. 13–33. Instituto Nacional Para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Osti F. (1991) *L'orso bruno nel Trentino*. Arca, Trento.
- Pacher M. & Stuart A.J. (2009) Extinction chronology and palaeobiology of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas*, **38**, 189–206.
- Pasitschniak-Arts M. (1993) *Ursus arctos*. *The American Society of Mammalogist*, **439**, 1–10.
- Pearson A.M. (1975) *The northern interior grizzly bear (Ursus arctos L.)*. Canada. Wildlife Service. Report series, 34, Ottawa.

- Perez Ripoll M. (1977) *Los mamíferos del yacimiento musteriense de Cova Negra (Játiva, Valencia)*. Servicio Técnico de Investigaciones Arqueológicas de Girona, Valencia.
- Pérez-Rama M., Fernández-Mosquera D., & Grandal-d'Anglade A. (2011) Effects of hibernation on the stable isotopes signatures of adult and neotate cave bears. *Quaternaire, Hors-série*, 79–88.
- Pinto Llona A.C. (1999) La Sima de los Osos de Somiedo (Asturias): Campañas de excavacion de 1997 y 1998. *Excavaciones Arqueológicas en Astiurias: 1995-1998* pp. 25–29. Consejería de Cultura del Principado de Asturias,
- Pinto Llona A.C., Andrews P.J., & Etxeberria F. (2005) *Tafonomía y Paleoecología de Úrsidos Cuaternarios Cantabricos*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo.
- Pinto Llona A.C., Grandal D'Anglade A., & Robinson-Roxburgh S. (2006) Tito Bustillo, a new *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 cave assemblage in Asturias (Northern Spain). *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki (AUTH)*, **98**, 163–172.
- Quam R.M., Arsuaga J.-L., Bermúdez de Castro J.-M., Díez J.C., Lorenzo C., Carretero J.M., García N., & Ortega A.I. (2001) Human remains from Valdegoba Cave (Huérmedes, Burgos, Spain). *Journal of Human Evolution*, **41**, 385–435.
- Quintela O. & Laiasa I. (2000) Sobre el levantamiento del esqueleto de un oso pardo (*Ursus arctos*) en la cavidad ITX-133 (Atxerre, Itxina Bizkaia). *Kobie (Serie Paleoantropología)*, **26**, 273–284.
- Rabal-Garcés R. (2013) *Estudio paleontológico de Ursus spelaeus Rosenmüller, 1794 del Pleistoceno Superior de Coro Tracito (Tella, Huesca, España)*. Universidad de Zaragoza,
- Rabeder G., Nagel D., & Pacher M. (2000) *Der Höhlenbär*. Jan Thorbecke Verlag, Stuttgart.
- Reynolds H. V, Curatolo J.A., & Quimby R. (1976) Denning Ecology of Grizzly Bears in Northeastern Alaska. *International Conference on Bear Research and Management*, **3**, 403–409.
- Rodríguez C., Naves J., Ferández-Gil A., Obeso J.R., & Delibes M. (2007) Long-term trends in food habits of a relict brown bear population in northern Spain: the influence of climate and local factors. *Environmental Conservation*, **34**, 36–44.
- Rodríguez Vidal J., Alvarez García G., Cáceres L.M., Martínez Aguirre A., Alcaraz J.M., López Sáez J.A., Riquelme J.A., Recio J.M., Núñez Granados M.A., Rodrigo J.M., Molina J., & Moreno A.B. (2003) Registro sedimentario del cuaternario reciente en la cueva de La Sima, Sierra Norte de Sevilla. *Boletín de la Sedeck*, **5**, 80–87.
- Rodríguez-Hidalgo A.J., Saladié P., & Canals A. (2013) Following the white rabbit: A case of a small game procurement site in the upper palaeolithic (Sala de las Chimeneas, Maltravieso Cave, Spain). *International Journal of Osteoarchaeology*, **23**, 34–54.
- Rohling E.J. & Pälike H. (2005) Centennial-scale climate cooling with a sudden cold event around 8,200 years ago. *Nature*, **434**, 975–979.

- Rojo Guerra M.A., Peña Chocarro L., Royo Guillén J.I., Tejedor Rodríguez C., García Martínez de Lagrán I., Arcusa Magallón H., Garrido Pena R., Moreno-García M., Mazzuco N., Gibaja Bao J.F., Ortega D., Kromer B., & Alt K.W. (2013) Pastores trashumantes del Neolítico Antiguo en un entorno de alta montaña: secuencia crono-cultural de la Cova de Els Trocs (San Feliú de Verí, Huesca). *Boletín del Seminario de Estudios de Arte y Arqueología*, **LXXIX**, 9–55.
- Rosell J., Blasco R., Fernández-Laso M.C., Vaquero M., & Carbonell E. (2012) Connecting areas: Faunal refits as a diagnostic element to identify synchronicity in the Abric Romaní archaeological assemblages. *Quaternary International*, **252**, 56–67.
- Sanchis A., Morales J. V., Pérez L.J., Hernández C.M., & Galván B. (2015) La tortuga mediterránea en yacimientos valencianos del Paleolítico Medio: distribución, origen de las acumulaciones y nuevos datos procedentes del Abric del Pastor (Alcoi, Alacant). 97–120.
- Santos L., Vidal Romaní J.R., & Jalut G. (2000) History of vegetation during the Holocene in the Courel and Queixa Sierras, Galicia , northwest Iberian Peninsula. *Journal of Quaternary Science*, **15**, 621–632.
- Sauqué V., Rabal-Garcés R., Sola-Almagro C., & Cuenca-Bescós G. (2014) Bone accumulation by leopards in the Late Pleistocene in the Moncayo massif (Zaragoza, NE Spain). *PloS one*, **9**, e92144.
- Schoen J.W., Beier L.R., Lentfer J.W., & Johnson L.J. (1987) Denning ecology of brown bears on Admiralty and Chichagof islands. *International Conference Bear Reserch and Management*, **7**, 293–304.
- Servheen C. & Klaver R. (1983) Grizzly bear dens and denning activity in the Mission and Rattlesnake Mountains, Montana. *International Conference on Bear Research and Management*, **5**, 201–207.
- Shackleton N.J. & Opdyke N.D. (1976) Oxygen-Isotope and Paleomagnetic Stratigraphy of Pacific Core V28-239 Late Pliocene to Latest Pleistocene. *Geological Society of American Memoir*, **145**, 449–464.
- Stiller M., Baryshnikov G., Bocherens H., Grandal d'Anglade A., Hilpert B., Münzel S.C., Pinhasi R., Rabeder G., Rosendahl W., Trinkaus E., Hofreiter M., & Knapp M. (2010) Withering away--25,000 years of genetic decline preceded cave bear extinction. *Molecular Biology and Evolution*, **27**, 975–978.
- Stringer C.B., Finlayson J.C., Barton R.N.E., Fernández-Jalvo Y., Cáceres I., Sabin R.C., Rhodes E.J., Currant A.P., Rodríguez-Vidal J., Giles-Pacheco F., & Riquelme-Cantal J.A. (2008) Neanderthal exploitation of marine mammals in Gibraltar. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 14319–14324.
- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1978) Los osos fósiles de la Sierra de Atapuerca (Burgos-España). *Boletín Geológico y Minero*, **89**, 123–132.

- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1979) Dos nuevos yacimientos de oso pardo (*Ursus arctos*, mammalia): la Cueva de Saldarrañao (Burgos) y la Sima de la Cuña (Palencia). *Comunicaciones.Grupo XVII*, **1**, 1–17.
- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1982) Osos pardos fosiles encontrados en cuevas de Portugal. *Cuadernos de Espeleología*, **9-10**, 157–167.
- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1983) Fauna cavernícola cuaternaria gallega. Datos sobre ursidos de la provincia de Lugo (Galicia, España). *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **6**, 89–97.
- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1984a) El oso de las cavernas (*Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth) de los niveles inferiores de Ekain. *El yacimiento prehistórico de la cueva de Ekain (Deba, Guipuzcoa)* (ed. by J. Altuna and J.M. Merino), pp. 297–316. Eusko Ikaskuntza, Oyarzun.
- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1992) The European descendants of *Ursus etruscus*. *Boletín Geológico y Minero*, **103**, 632–642.
- De Torres Pérez-Hidalgo T.J. (1984b) *Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas,
- De Torres Pérez-Hidalgo T.J. (1996) Hombres y Osos: Historia de un Desencuentro. *Arqueología e historia de la Minería y Metalurgia* pp. 135–162. Museo Histórico Minero Don Felipe De Borbón Y Grecia, Escuela Técnica Superior De Ingenieros De Minas,
- De Torres T., Mansilla H., García Cortes Á., & Quintero I. (1991) Los osos del Pleistoceno Europeo. *Industria Minera*, 49–54.
- Trinkaus E., Marks A.E., Brugal J.-P., Bailey S.E., Rink W.J., & Richter D. (2003) Later Middle Pleistocene human remains from the Almonda Karstic system, Torres Novas, Portugal. *Journal of Human Evolution*, **45**, 219–226.
- Valdiosera C., Gómez-Olivencia A., Rios-Garaizar J., Garate D., Svensson E.M., Ureña I., Rodríguez R., Arceredillo D., Iriarte E., & Arsuaga J.L. (2011) El ADN antiguo aplicado a contextos arqueopaleontológicos: el caso de la cueva de Arlanpe (Lemoa , Bizkaia). *Munibe*, **62**, 49–63.
- Valdiosera C.E., García N., Anderung C., Dalén L., Crégut-Bonnoure E., Kahlke R.-D., Stiller M., Brandström M., Thomas M.G., Arsuaga J.L., Götherström A., & Barnes I. (2007) Staying out in the cold : glacial refugia and mitochondrial DNA phylogeography in ancient European brown bears. *Molecular Ecology*, **16**, 5140–5148.
- Valdiosera C.E., Garcia-Garitaigoitia J.L., Garcia N., Doadrio I., Thomas M.G., Hänni C., Arsuaga J.-L., Barnes I., Hofreiter M., Orlando L., & Götherström A. (2008) Surprising migration and population size dynamics in ancient Iberian brown bears (*Ursus arctos*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 5123–5128.
- Valente M.J. (2004) Humans and Carnivores in the Early Upper Paleolithic in Portugal : Data from Pego do Diabo Cave. *Reveu de Paléobiologie*, **23**, 611–626.



- Vegas R. & Marcos A. (1982) *Mapa Geológico del Macizo Hespérico Peninsular 1:500.000*. Publicacións da área de Xeoloxía e Minería do Seminario de Estudos Galegos. Edicións do Castro, A Coruña.
- Vidal Romaní J.R., Fernández Mosquera D., Martí K., & De Brum Ferreira A. (1999) Nuevos datos para la cronología glacial pleistocena en el NW de la Península Ibérica. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **24**, 7–29.
- Vidal Romaní J.R., Sanjurjo Sánchez J., Grandal-d'Anglade A., Vaqueiro Rodríguez M., & Fernández-Mosquera D. (2010) Geocaracterización de yacimientos arqueológicos en medio sedimentario: cronología absoluta y relativa. *Arqueoloxía: Ciencia e Restauración. Monografías*, 4 (ed. by A.J. López-Díaz and E. Ramil-Rego), pp. 7–19. Museo de Prehistoria e Arqueoloxía de Vilalba, Vilalba (Lugo).
- Vidal Romaní J.R. & Santos L. (1994) La deglaciación finicuaternaria en el Noroeste Peninsular (Serra de Queixa-Invernadoiro, Ourense, Galicia): datos geomorfológicos y paleobotánicos. *Cuaternario y Geomorfología*, **8**, 33–34.
- De Villalta J.F. (1972) Presencia de la Marmota y otros elementos de la fauna esteparia en el Pleistoceno catalán. *Acta Geológica Hispánica*, **VII**, 170–173.
- Villaluenga A. (2009) Yacimientos del Pleistoceno superior en la Península Ibérica con presencia de restos de oso. *Munibe*, **60**, 17–33.
- Villaluenga A. (2011) Sima de Illobi (Aralar, Navarra) yacimiento de oso pardo (*U. arctos* Linnaeus, 1758). Estudio taxonómico y tafonómico. *Munibe*, **62**, 145–174.
- Villaluenga A. (2015) Restos esqueléticos de osos (*Ursus arctos* y *Ursus spelaeus*) en el oriente de la Región Cantábrica. Distribución geográfica y análisis biométrico. *Munibe*, **66**, .
- Vroom G.W., Herrero S., & Ogilvie R.T. (1980) The ecology of winter den sites of grizzly bears in Banff National Park, Alberta. *International Conference on Bear Research and Management*, **4**, 321–330.
- Yravedra Sainz de los Terreros J. (2007) Aproximaciones tafonómicas a los cazadores de la segunda mitad del Pleistoceno Superior de la mitad Norte del interior de la Península Ibérica. *Arqueoweb*, **9**, .
- Zunino F. (1976) *Orso bruno marsicano (risultai di una ricerca sull'ecologia della specie) in SOS Fauna in Pericolo in Italia*. WWF-Italia, Roma.

## CAPÍTULO 4

# CARACTERIZACIÓN MÉTRICA



## 4.1. Introducción

Las poblaciones actuales de la Península Ibérica destacan por su pequeño tamaño con respecto a otras poblaciones de Europa, existiendo una disminución de tamaño desde el NE hacia el SW (Jakubiec, 1993). Un estudio métrico de los restos fósiles de esta especie en la Península puede ayudar a dilucidar estas diferencias con otras poblaciones o conocer las diferencias con el pasado.

En la Península Ibérica cabría destacar principalmente dos obras sobre la métrica del Oso Pardo. El primero de los trabajos sobre medidas es el de Altuna (1973) sobre osos pardos fósiles recuperados en cavidades del País Vasco. En él mide 14 ejemplares, siendo en muchos de los casos esqueletos bastante íntegros. El trabajo métrico más completo sobre úrsidos fósiles de la Península Ibérica es la tesis de de Torres Pérez-Hidalgo (1984). Analiza un gran número de individuos de toda la Península Ibérica, lo que ofrece una amplia visión de la especie morfológica, geográfica y temporalmente al incorporar individuos de diversas cronologías. También compara la morfología de distintas especies fósiles de úrsidos de la Península (*U. arctos*, *U. spelaeus*, *U. deningeri*, *U. etruscus* y *U. prearctos*). La tesis de Cardoso (1993) centrada en los mamíferos pleistocenos portugueses, también ofrece nuevas medidas de osos pardos ibéricos. Los trabajos de Villaluenga (2011, 2015) se centran en osos del País Vasco y Navarra, destacando el yacimiento pleistoceno de la Sima de Illobi. Sin ser monografías, como en los casos anteriores, también se pueden encontrar medidas de esta especie en publicaciones adscritas a yacimientos o a zonas concretas de la Península Ibérica (Castaños, 1980; Grandal-d'Anglade & Vidal Romaní, 1991; Albizuri & Maroto, 2008; Fernández Rodríguez, 2010; Martínez-Sánchez *et al.*, 2012).

No existen trabajos sobre métrica de osos de las poblaciones actuales de la Península Ibérica propiamente dichas, aunque sí de los Pirineos franceses. Couturier (1954) presenta las medidas de 19 cráneos de osos de diferentes edades cazados en esta población, así como 12 provenientes de otras zonas de Europa (Cáucaso, Alpes, Saboya, Francia...). En este trabajo también estudia osos fósiles, y constata que estos osos, incluso holocenos, son más grandes que los sujetos modernos. Altuna (1973) ratifica esta afirmación al comparar sus medidas con las de Couturier (1954).

Kurtén (1955) también trata el tema del “enanismo” en el oso pardo postglaciar. Comparando osos fósiles de una muestra danesa con otra muestra reciente de Fennoscandia, llegó a la conclusión de que en 8.000 años los osos habían disminuido de tamaño un 16%.

Cada individuo tiene características particulares en cuanto al tamaño. Los osos pardos tienen un marcado dimorfismo sexual, que se acentúa al aumentar la talla (Kurtén, 1955). También la edad es un factor importante, ya que el 50% de la variabilidad individual de tamaño se explica por la edad (Zedrosser *et al.*, 2006).

El objetivo de este capítulo es el de caracterizar los restos estudiados según su tamaño, sexo, edad, para poder así aplicar esta información a las interpretaciones de los siguientes capítulos.

## **4.2. Material y métodos**

Para realizar este trabajo se han utilizado restos óseos depositados en el “Instituto de Xeoloxía Isidro Parga Pondal” (UDC) en A Coruña, material recuperado en prospecciones en cavidades kársticas de Galicia, y la colección procedente de Asturias y Cantabria de la Dra. Ana C. Pinto Llona depositada en el Instituto de Historia del CSIC (Madrid). A modo de colección de comparación de los fósiles con individuos actuales, se ha medido la situada en la Facultad de Veterinaria de la Universidad de León y en el Museo de Ciencias Naturales de Barcelona.

Los huesos recuperados de cavidades cársticas, se obtuvieron mediante recogidas de superficie dentro de las cuevas (en ningún caso se han hecho catas), excepto en el caso de La Sima de los Osos de Somiedo, en donde se hizo una excavación paleontológica (Pinto Llona, 1999). Cada hueso fue guardado en una bolsa de plástico convenientemente etiquetada con su lugar de procedencia para su posterior análisis en el laboratorio.

Una vez en el laboratorio, los huesos fueron lavados bajo un chorro mínimo de agua y, con la ayuda de un cepillo suave, se eliminó el barro que recubría las piezas. Posteriormente se dejaron secar durante 48 horas sobre un papel de filtro. A continuación, se consolidaron todos los restos (excepto los susceptibles de posteriores análisis bioquímicos) con Primal AC532 al 25%. Para los restos peor conservados se optó por una concentración de primal del 50%. Para la reconstrucción de piezas óseas, una vez secas, se empleó pegamento Imedio Banda Azul.

Para realizar el trabajo morfométrico se siguieron las pautas de Tsoukala & Grandal (2002), y se compararon los todos los datos obtenidos con los de de Torres Pérez-Hidalgo (1984). En algunos casos se compararon con las medidas de Altuna (1973) y las de la Sima de Illobi (cráneos) (Villaluenga, 2011). Los huesos se midieron con calibres digitales Mitutoyo de diversos tamaños. Para los restos de mayor tamaño se usó un calibre manual y una tabla osteométrica de Broca.

Los datos se introdujeron en hojas de cálculo para su posterior análisis y comparación con úrsidos ibéricos usando los paquetes estadísticos StatView Version 5.0 y SPSS Statistics 17.0. Los valores obtenidos se representaron en histogramas, diagramas de cajas y gráficas bivariadas donde se enfrentaron las distintas medidas obtenidas en una gráfica de ejes X e Y. Las rectas que se ofrecen en las gráficas se han calculado con las medidas de esta Tesis y con los de la bibliografía que se pudieron individualizar. Además, a modo visual, se han añadido a posteriori, la media y los valores máximos y mínimos obtenidos en de Torres Pérez-Hidalgo (1984) para una mejor visualización de los datos.

## **4.3. Resultados y discusión**

En total se han medido 1095 piezas óseas. 799 procedentes de osos pardos fósiles o subfósiles, y 296 de individuos actuales.

A continuación se comentarán los resultados más importantes. Las tablas de medidas y la mayor parte de gráficas se encuentran en el ANEXO I.

### 4.3.1. Esqueleto axial

#### 4.3.1.1. Cráneo

Se han medido un total de 14 cráneos, perteneciendo 3 de ellos a individuos actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron histogramas y gráficas bivariadas que son las siguientes:

- Histograma con la Longitud Total (Anexo I, figura 2).
- Diámetro Transversal del Canino Vs Longitud Total (Anexo I, figura 3).
- Anchura de los arcos zigomáticos Vs Longitud Total (Anexo I, figura 4).
- Anchura del Proceso Paraoccipital Vs Anchura de los arcos zigomáticos (Anexo I, figura 5).
- Anchura de los arcos zigomáticos Vs Anchura Máxima del Frontal (Anexo I, figura 6).
- Longitud Total Vs Anchura Máxima del Frontal (Anexo I, figura 7).
- Anchura Máxima del Frontal Vs Diámetro del Canino (Anexo I, figura 8).
- Longitud total Vs altura máxima del cráneo (Anexo I, figura 9).
- Comparacion con grizzlies:
  - Largo del cráneo (Anexo I, figura 10).
  - Anchura cráneo (Anexo I, figura 11).

Según estas gráficas, vemos que las medidas de longitud total, ancho total (ambas solo para adultos) y diámetro del canino (válida para subadultos que ya tienen el canino definitivo) son las medidas claves para sexar al oso pardo en cuanto a su cráneo. Se observa que en prácticamente todos estos casos, las poblaciones de machos y hembras no se superponen.

Los cráneos que se pueden atribuir a machos son: Cuetu Blanco (CB-010), La Canal Fuerte (LCF-001-1996), Cincho de Valdeorada (CCV-000), Purruñal (PUR-0), Red de Toneyo (RT-001 y RT-002) y el oso de la Universidad de León del que previamente ya se conocía su sexo. Serían hembras: Gonzalo Palomar (GP-001), Pozu La Veiga el Retuertu (PVR-012), los dos cráneos de La Sima de los Osos de Somiedo (SH5-98-U30-001 y SH5-97-N20-2), y los dos cráneos actuales (cráneos 001 y 002) de los que a priori no se conocía su sexo. Arcoia es dudoso, ya que el análisis de componentes principales lo incluye dentro de las hembras pero el resto de análisis lo sitúa como macho pequeño. Quizás se trate de un individuo alofiso, o que al ser un oso más antiguo, con una diferencia de más de 20.000 años con el más viejo de los cráneos holocenos datados presenta una morfología diferente. Se hace patente al compararlo con el más reciente (Gonzalo Palomar: GP-001), ya que presentan morfologías contrarias, es decir, GP-001 es más bien alto y corto, mientras que el cráneo de Arcoia es largo y de menor altura.

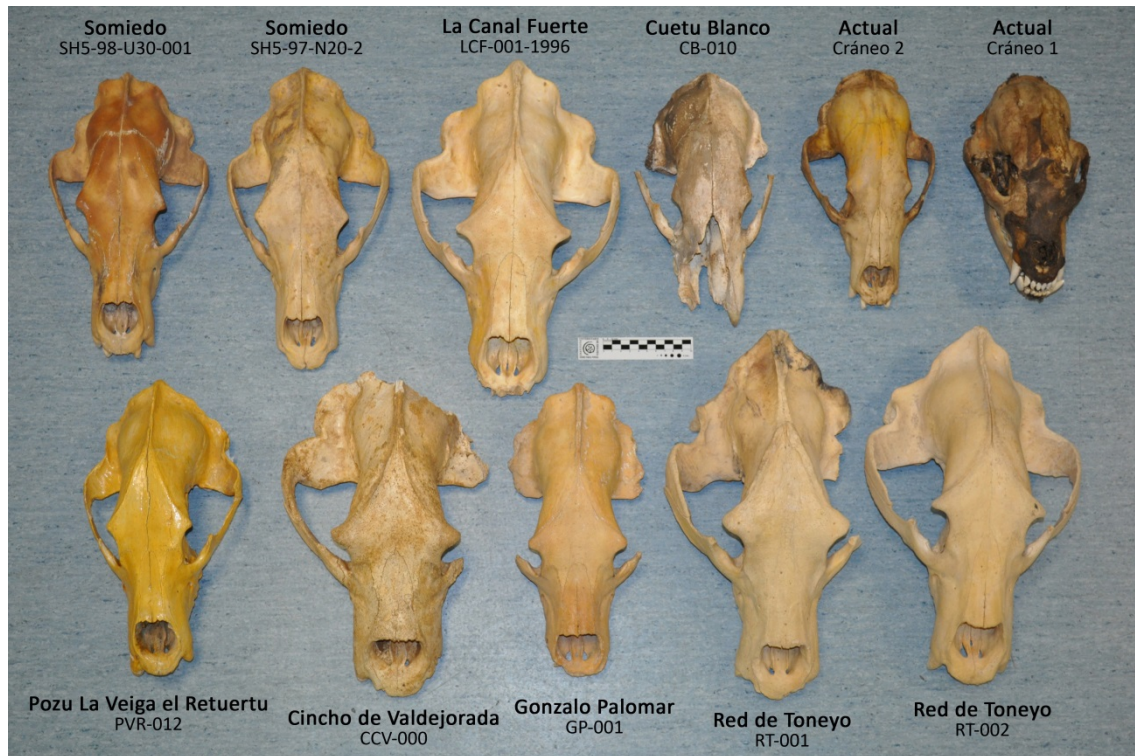


Figura 1. Cráneos medidos pertenecientes a la colección de Ana C. Pinto Llona.



Figura 2. Vista lateral de los cráneos de la Figura 1.





Figura 3. Cráneo de Arcoia (ARLU-38). a) Vista superior. b) Vista lateral.



Figura 4. Cráneo de Purruñal (Pur-Lu-0). a) Vista superior. b) Vista lateral.

En cuanto a las diferencias entre osos fósiles y actuales, se observa que los 3 cráneos actuales se sitúan en la parte inferior de la distribución de su sexo correspondiente. Parece ser que sí que existe, al menos en estos tres ejemplares medidos, una reducción de tamaño con respecto a los ejemplares fósiles, pero siempre dentro de la distribución de cada sexo, es decir, el dimorfismo sexual se mantiene. Además en los dos cráneos actuales de hembras, se observa que la cresta sagital está muy reducida (cráneo 2), o prácticamente ausente (cráneo 1), y poseen una forma más globulosa que recuerda a un cráneo juvenil.. Sin embargo el cráneo de macho sí que presentaba una cresta sagital desarrollada. Es posible que los cráneos de las dos hembras actuales sean de animales subadultos. En de Torres Pérez-Hidalgo (1984) se comenta

que: “los cráneos de ejemplares jóvenes subadultos de *U. arctos* se asemejan notablemente al de los adultos, aunque al faltar las crestas frontal e interparietal y un pequeño desarrollo de la cresta parietal, poseen un aspecto más globoso; las apófisis supraorbitarias están todavía poco desarrolladas”

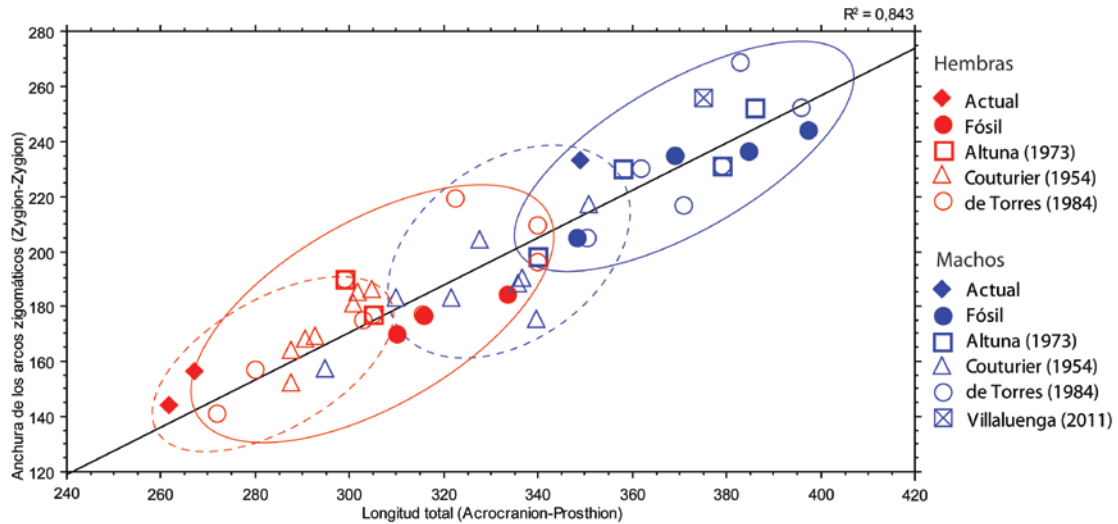
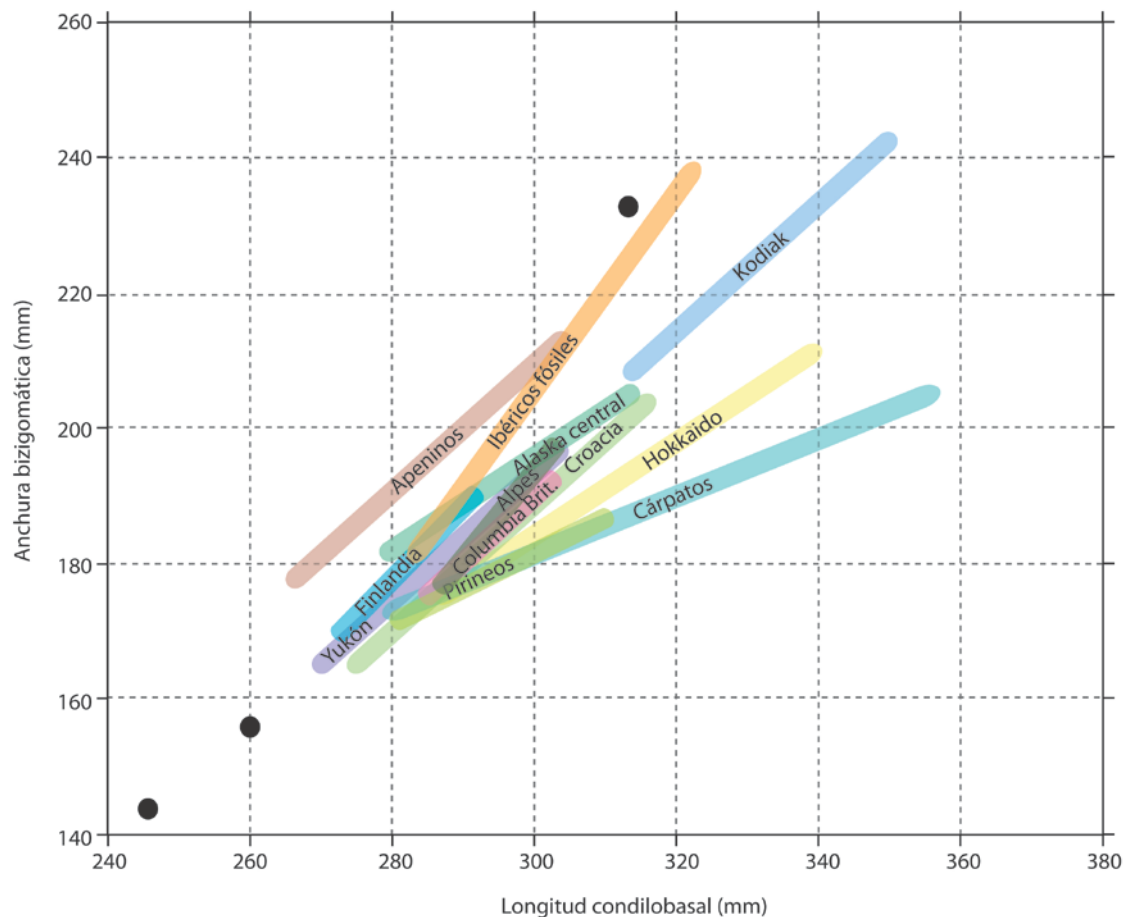


Figura 5. Gráfica bivariada de las medidas de longitud y anchura máximas de los cráneos de *U. arctos* de las distintas poblaciones de la Península Ibérica.

Se ha representado en una gráfica (Figura 5) el largo y el ancho totales de los cráneos que se han medido en este trabajo (símbolos rellenos), además de otros fósiles ibéricos de la bibliografía (Altuna, 1973; de Torres Pérez-Hidalgo, 1984; Villaluenga, 2011) y subactuales de Pirineos (S. XIX y XX) (Couturier, 1954).

Como se observa en la gráfica, aparecen machos y hembras mezclados, sin embargo, cuando separamos con círculos machos y hembras fósiles (línea continua) y actuales (línea discontinua), se ve que en cada época diferente apenas se superponen las distribuciones. La única excepción es uno de los cráneos de machos de Pirineos, pero quizás podría tratarse de un individuo joven que todavía no ha alcanzado el tamaño definitivo. El oso del esqueleto montado de la Facultad de Veterinaria de León es un oso grande dentro de los machos actuales (García Marín, *com. pers.*), por lo que se situaría en el límite superior de la distribución. Si lo comparamos con los fósiles sería un individuo de tamaño pequeño. Por lo tanto parece que se ha desplazado la distribución hacia tamaños menores, sobretudo en el caso de los machos, y por lo tanto se puede concluir que existe una disminución de tamaño en los osos ibéricos actuales.



**Figura 6. Medias de los cráneos de machos y hembras (extremo superior e inferior respectivamente de cada línea) en distintas poblaciones actuales y en los fósiles ibéricos. Con puntos se han añadido los cráneos actuales cantábricos de los que hay medidas. Referencias:** Couturier (1954), de Torres Pérez-Hidalgo (1984), Hall (1984), Sepsi & Kohl (1997), Spassov (1997), Chestin & Mikesheina (1998), Baryshnikov *et al.* (2004), Farkaš *et al.* (2009), Mihaylov *et al.* (2013).

Al comparar los fósiles y actuales ibéricos, con osos de otras poblaciones actuales (Figura 6), se ve también que en su mayor parte son de menor tamaño que los fósiles de la Península Ibérica. Además de este menor tamaño, estos osos foráneos actuales tienden a un dimorfismo sexual menor, estando las medias de los dos sexos más próximas. Se observa que, en proporción, los machos disminuyen más de tamaño que las hembras, y que en general la media de las hembras se agrupa en la mayor parte de las poblaciones a excepción de los Kodiak. En poblaciones con menor presión humana, como son las de la isla de Hokkaido, los montes Cárpatos o la isla Kodiak tienden a un mayor tamaño y mayor dimorfismo, como sucede con los fósiles ibéricos. En general, parece que los osos pardos no cumplen la regla de Bergman (Kojola & Laitala, 2001; Swenson *et al.*, 2007). La mayor variación de tamaño se da en América, pero parece estar provocada por el consumo de salmón (Hilderbrand *et al.*, 1999), lo cual no sucede en Europa. En un estudio realizado en Suecia (Zedrosser *et al.*, 2006) se ha visto que sobre el 50% de la variabilidad individual del tamaño corporal se explica por la edad, y que existe un efecto positivo con la mayor disponibilidad y calidad del alimento, y negativo cuanto mayor es la densidad de la población osera.

Se pueden plantear dos hipótesis, por una parte que la presión humana genere una menor calidad de alimento y una mayor competencia con ungulados, como el ganado, lo cual



sucede en la población cantábrica (Rodríguez *et al.*, 2007), y esto derive en un menor tamaño. Por otra parte puede ser que haya existido una selección cinegética sobre los individuos más grandes. Ambas hipótesis no son excluyentes.

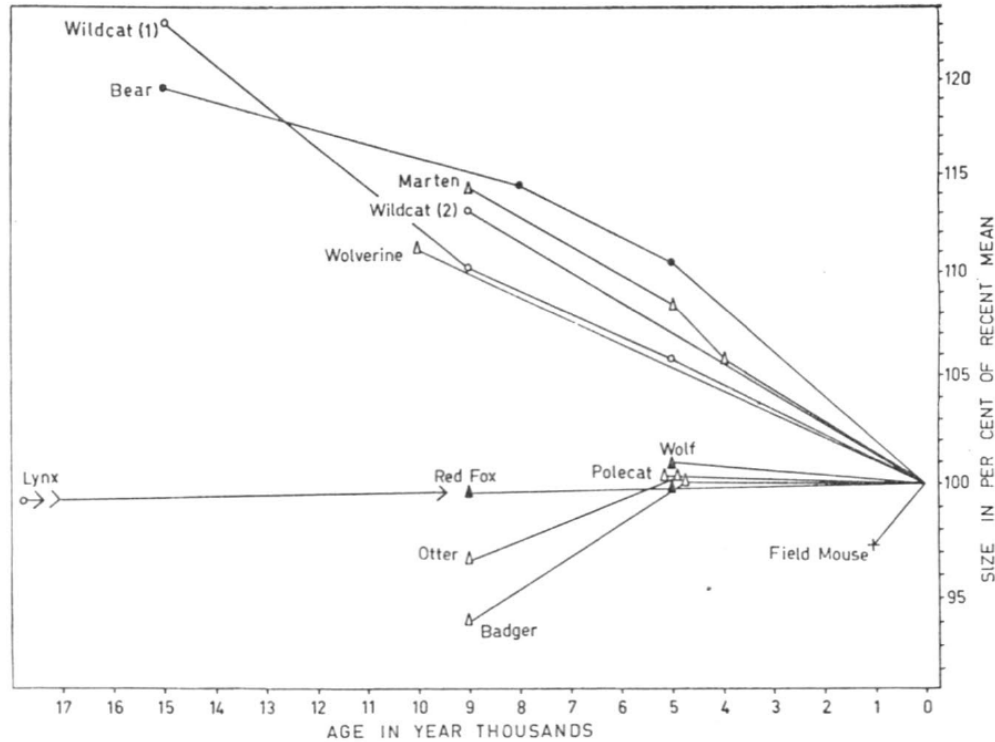


Figura 7. Tamaño de distintos miembros europeos del orden Carnivora a través del tiempo (Kurtén, 1965).

Kurtén (1965) ya describió esta tendencia a la disminución de tamaño en tiempos actuales (Figura 7) en los osos pardos. Según nuestras dataciones, la mayor parte de los fósiles medidos en este trabajo, se sitúan entre los 10.000 – 7.000 años. El más moderno sería el cráneo de Gonzalo Palomar, que parece ser una hembra de tamaño medio-grande. Por lo tanto parece que la disminución de tamaño tuvo que ser bastante reciente, en algún momento de los últimos 2000 años. En el S. XIX un oso pesó 350 Kg en Pirineos, lo cual era algo excepcional (Couturier, 1954).

#### Pesos:

Con la longitud del cráneo se han calculado los pesos por el método indicado en Van Valkenburgh (1990).

Cueva	Sigla	Long. Cráneo (mm)	Peso (Kg)
Actual	Cráneo 001	262	121,61
Actual	Cráneo 002	267,4	126,73
Actual (U. León)		349,25	217,34
Pozu La Veiga'l Retuertu	PVR-012	310,25	171,10

Gonzalo Palomar	GP-2	312,45	173,56
Somiedo	SH5-98-U30-001	315,85	177,40
Somiedo	SH5-97-N20-2	333,7	198,23
Arcoia	ARLU-38	348,5	216,40
La Canal Fuerte	LCF-001-1996	369,2	243,15
Red de Toneyo	RT-002	384,9	264,49
Red de Toneyo	RT-001	397,3	281,98

Tabla 1 - Pesos calculados a partir de la longitud del cráneo según Van Valkenburgh (1990)

Se observa que los pesos obtenidos son bastante coherentes, pero también hay que tener en cuenta que son variables, ya que el oso pardo es un animal que puede perder en la hibernación un 20% de su peso en otoño en machos, y un 40% en hembras (Kingsley *et al.*, 1983), por lo que esto sería un peso máximo.

Los valores de los pesos de osos cantábricos de Notario (1964), se encuentran entre 73 y 163 Kg para los machos y entre 53 y 140 para las hembras. Las hembras actuales encajan perfectamente en ese rango, pero no el macho actual. En el caso de los osos fósiles los superan ampliamente.

Si tenemos en cuenta los pesos registrados en osos pardos pirenaicos por Couturier (1954), cuyo mayor peso (salvo un ejemplar de 350 Kg en el S. XIX) registrado fue de 265 Kg, se asemejarían más a los de los fósiles.

#### 4.3.1.2. Maxila

Se han medido un total de 14 maxilas, perteneciendo a 14 osos pardos fósiles y a 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas que son las siguientes:

- Ancho máximo de la maxila Vs Longitud desde la parte anterior del canino hasta la posterior del M<sup>2</sup> (Anexo I, figura 13).
- Longitud P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup> Vs ancho mínimo de la maxila (Anexo I, figura 14).
- Longitud de la parte posterior del canino a la posterior del M<sup>2</sup> Vs Longitud P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup> (Anexo I, figura 15).
- Histograma del diámetro transversal del C superior medido en la base del esmalte de la corona (Anexo I, figura 16).
- Histograma longitud P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup> (Anexo I, figura 17).

#### 4.3.1.3. Cráneo y maxila

Se han utilizado los cráneos del apartado anterior. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas que son las siguientes:

- Componentes principales (Anexo I, figura 18).

- Ancho mínimo maxila Vs Longitud total (Anexo I, figura 19).
- Ancho zigomáticos Vs ancho mínimo maxila (Anexo I, figura 20).
- Diámetro canino Vs ancho mínimo maxila (Anexo I, figura 21).

#### 4.3.1.5. Primer incisivo superior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 1 fósil y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 23).

#### 4.3.4.5. Segundo incisivo superior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 7 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 25).

#### 4.3.1.6. Tercer incisivo superior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 17 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 27).

#### 4.3.1.7. Canino superior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 21 individuos fósiles y 4 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron histogramas y gráficas bivariada:

- Histograma de la anchura (Anexo I, figura 29).
- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figuras 30 y 31).

Gracias a estas dos gráficas, hemos podido sexar a los individuos. En la Tabla 2 se puede ver la cantidad de individuos y sexos por cueva.



**Tabla 2. Número mínimo de individuos con caninos superiores y su sexo estimado. Color rojo = dudoso.**

Cueva	Individuos
Arcoia	♂
La Canal Fuerte	♂ - ♀
Cincho de Valdejorada	♂♂
Cuetu Blanco	♂
O Eixe	-
Gonzalo Palomar	-
Pozo La Veiga'l Retuertu	♂♂ - ♀
Pozo Toneyo	♂
Pozu la Cigacha	♂
Pena Paleira	♂ - ♀♀
Purruñal	♂
Saballeiros	-
La Sima de los Osos de Somiedo	♀
Sumio de Casares	♀
Tarelo	♀
A Valiña	♂♂ - ♀♀
Actual 1	♀
Actual 2	♀
Universidad de León (Montado)	♂
Universidad de León (El Cuervo)	-
Quirós	♂
Pirineos	-

Los caninos superiores sirven para sexar a los individuos debido a su alto grado de dimorfismo sexual, aunque son más usados los caninos inferiores. Se han comparado los valores que hemos medido junto con los de otros fósiles ibéricos y actuales de Fennoscandia.

**Tabla 3. Comparación de las medidas del canino superior en distintas poblaciones. Por su pequeño y posiblemente patológico tamaño, el oso de Quirós no se ha añadido aquí, pero sí en la gráfica.**

Procedencia	Sexo	N	$\bar{x}$	$\sigma$	Rango de variación
<b>Fennoscandia (actuales)</b>	♂	10	13,70	0,84	
<b>Kurtén (1955)</b>	♀	15	11,67	0,69	
<b>Este trabajo (fósiles)</b>	♂	16	15,84	0,97	14,02 – 17,04
	♀	12	13,20	0,65	12,50 – 14,36
<b>Ibéricos (actuales)</b>	♂	2 (1 individuo)	16,22		
	♀	4 (2 individuos)	11,62		
<b>Ibéricos (fósiles)</b>	♂	26	16,70	1,55	15,50 – 20,70
<b>de Torres (1983)</b>	♀	12	13,10	1,05	12,10 – 14,80

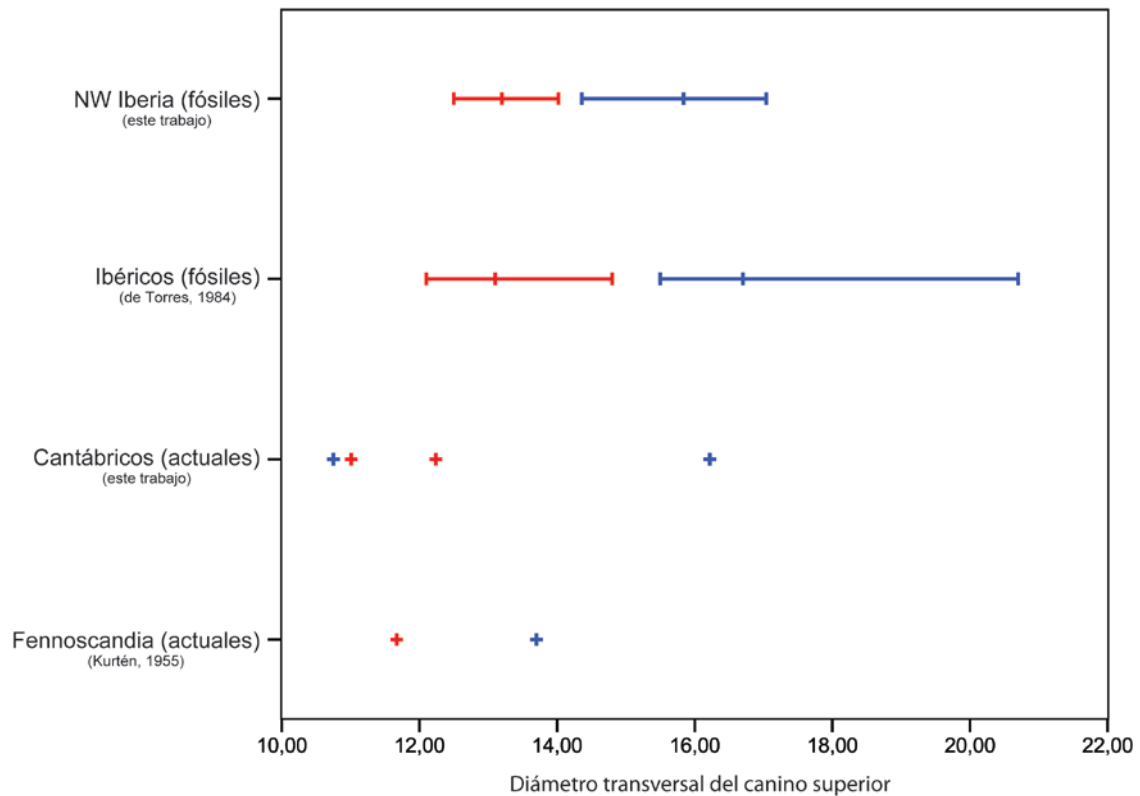


Figura 8. Medias y valores máximos y mínimos de las distribuciones de los caninos superiores en *U. arctos* de distintas poblaciones (en color azul se representan los machos, y en rojo las hembras). Los actuales cantábricos están representados por valores únicos, mientras que los de Fennoscandia son medias.

Como se puede ver en las gráficas 30 y 31 del Anexo I, existe una superposición, aunque pequeña, de las distribuciones de macho y de hembra. Individuos como el de Pozo Toneyo (RT-002) o el de Arcoia (ARLU-38), que se ha visto por las dimensiones del cráneo que eran machos, por el diámetro del canino se superponen con el máximo para hembras de de Torres Pérez-Hidalgo (1984). Para la población actual de Fennoscandia (Kurtén, 1955), observa que existe un solapamiento entre machos y hembras del 8%, y para los osos polares de Groenlandia del 11%, por lo que esas diferencias entre de Torres Pérez-Hidalgo (1984) y este trabajo, bien puede deberse a esa superposición natural.

#### 4.3.1.8. Premolares superiores

Los premolares son las únicas piezas dentales que pueden estar presentes o ausentes sin mayor problema, y en cualquier caso son piezas muy reducidas, casi vestigiales. En general el  $P^4$  siempre está presente. El  $P^2$  es con frecuencia el que suele estar ausente, aunque se ha visto que puede ser porque se haya reabsorbido (Korablev *et al.*, 2000). En la Figura 9 se pueden observar las distintas variantes de las fórmulas dentarias de osos pardos de una población de Rusia.

Absent teeth				Number of teeth	
upper jaw		lower jaw		abso- lute	%
left	right	left	right		
				4	10.8
		P2	P2	3	8.1
		P2 P3	P2 P3	5	13.5
P2	P2	P2	P2	5	13.5
P2	P2	P2 P3	P2 P3	9	24.3
P2	P2	P2 P3	P2	3	8.1
P2	P2	P2 P3	P3	1	2.7
P2	P2	P2	P2 P3	1	2.7
P2	P2	P2 P3	P1 P2	1	2.7
P2	P2	P1 P2 P3	P2 P3	1	2.7
P2		P2 P3	P2 P3	1	2.7
P1		P2 P3	P2 P3	1	2.7

Figura 9. Variantes de las fórmulas dentarias de osos pardos europeos (Korablev *et al.*, 2000)

- **P<sup>1</sup>**: se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 2 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada
  - Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 33).
- **P<sup>2</sup>**: sólo se han podido medir los P<sup>2</sup> del oso de Quirós, aunque sí que se ha visto que algunos individuos presentaban el alveolo.
- **P<sup>3</sup>**: se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 6 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada
  - Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 37).
- **P<sup>4</sup>**: se ha medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 14 individuos fósiles y a 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada
  - Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 39).

Salvo el P<sup>4</sup> que sí que presenta desgaste, el resto de premolares son “vestigiales”, es decir, carecen de ningún tipo de presión evolutiva por lo que quizás por eso a veces está presente y otras no sin afectar a la fitness del animal.

#### 4.3.1.9. Primer molar

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 16 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 41).

#### 4.3.1.10. Segundo molar

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 16 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 43).

Se ha hecho una comparación de la longitud del M<sup>2</sup> de la colección que se ha medido en este trabajo con la de fósiles ibéricos de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) y con poblaciones actuales y fósiles de Kurtén (1955) (Figura 10). Parece que hay una disminución general del tamaño de los osos pardos en época reciente, al menos a nivel europeo. Los fósiles ibéricos y los de Dinamarca, poseen una talla mayor, tanto para la media como los valores máximo y mínimos. Los valores de ejemplares actuales ibéricos y pirenaicos se agrupan. Actualmente la talla de los osos pertenecientes a poblaciones del norte de Europa son más grandes que los de la Península Ibérica, y parece que podría darse el mismo caso con los fósiles, si comparamos los de Dinamarca con los ibéricos. Sin embargo, hasta qué punto la longitud del M<sup>2</sup> es un reflejo del tamaño corporal es algo discutible, ya que en la Figura 43 del Anexo I no se ve una correspondencia clara con los tamaños de los cráneos y el dimorfismo sexual.

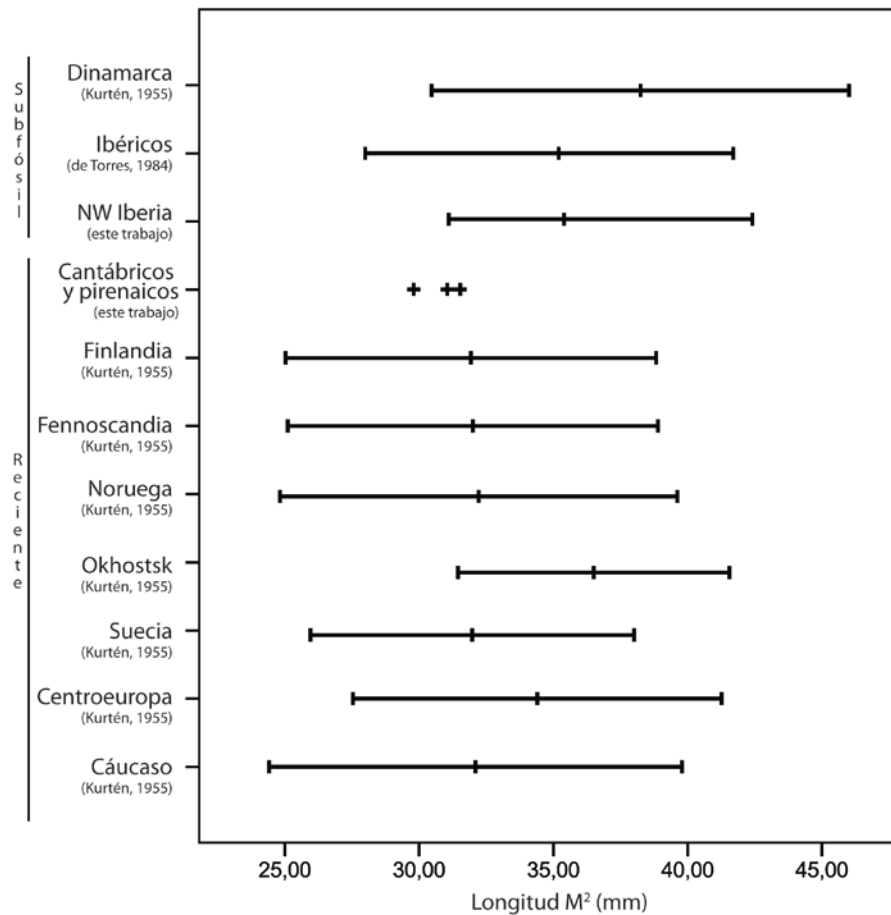


Figura 10. Longitud del M<sup>2</sup> en distintas poblaciones fósiles y actuales

#### 4.3.1.11. Mandíbula

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 17 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas e histogramas:

- Longitud total Vs Anchura (Anexo I, figura 45).
- Anchura Vs Altura (Anexo I, figura 46).
- Longitud Vs Altura (Anexo I, figura 47).
- Longitud de los molares Vs Longitud total (Anexo I, figura 48).
- Diámetro canino Vs longitud total (Anexo I, figura 49).
- Histograma ancho canino (Anexo I, figura 50).
- Histograma longitud molares (Anexo I, figura 51).
- Histograma ancho del cóndilo (Anexo I, figura 52).

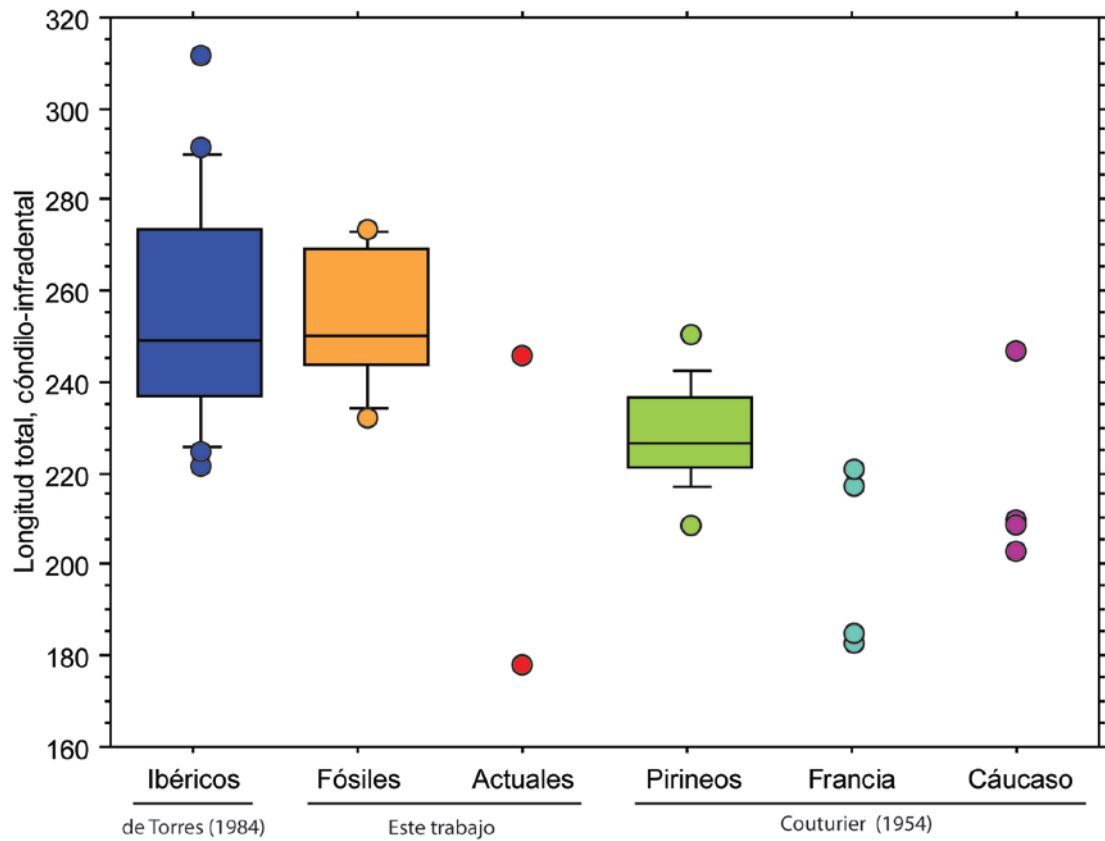


Figura 11. Comparación a través de diagramas de cajas de la longitud total de la mandíbula en diferentes poblaciones.

Se ha representado en un diagrama de cajas de forma separada las medidas de la longitud de la mandíbula de los osos ibéricos de de Torres Pérez-Hidalgo (1984), los de (Couturier, 1954) y los de este trabajo, tanto fósiles como actuales. En donde había pocas medidas, simplemente se ha representado mediante puntos. Aunque se incluyen las medidas de machos y hembras, como hemos visto, para la longitud se superponen los sexos. Se observa que los fósiles medidos en este trabajo entran dentro de la distribución de los osos pardos ibéricos. En cuanto a los actuales, solo los más grandes entran en dicha distribución. Si tenemos en cuenta que seguramente sean machos, estos estarían en el límite de la distribución de machos o en la de las hembras, y las hembras actuales se saldrían fuera. Igual que como sucedía con el cráneo, el problema de estos datos actuales puede ser que los animales fuesen subadultos.

#### 4.3.1.12. Primer incisivo inferior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 5 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica :

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 54).

#### 4.3.1.13. Segundo incisivo inferior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 7 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica :

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 56).

#### 4.3.1.14. Tercer incisivo inferior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 6 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica :

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 58).

#### 4.3.1.15. Canino inferior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 19 individuos fósiles y 4 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas e histogramas:

- Histograma de la anchura (Anexo I, figura 60).
- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figuras 61 y 62).

Los caninos inferiores son los más usados para conocer el sexo de los osos pardos, ya que es donde se encuentra un gran dimorfismo sexual. A pesar de eso, existe cierta superposición, por lo que Kurtén (1955) dice el dimorfismo sexual del oso pardo es parcial, al menos para la zona de Fennoscandia. La separación por sexos de la muestra que he medido se ha hecho según los valores de de Torres Pérez-Hidalgo (1984), que no presenta ninguna superposición, por lo que no se puede descartar que exista algún error en cuanto adjudicación de sexo a las medidas próximas a los límites. Sin embargo, la unión entre el valor mínimo para la longitud y el valor mínimo para la anchura (provenientes de dos individuos distintos), caen junto a las hembras. Si obviamos esto, en la Figura 62 del Anexo I se observa una separación evidente entre machos y hembras.

**Tabla 4. Comparación de las medidas del canino inferior en distintas poblaciones. Por su pequeño y posiblemente patológico tamaño, el oso de Quirós no se ha añadido aquí, pero sí en la gráfica.**

Procedencia	Sexo	N	$\bar{x}$	$\sigma$	Rango de variación
<b>Fennoscandia S. XX</b> (Kurtén, 1955)	♂	9	14,14	1,01	10,86 – 17,42
	♀	15	11,8	0,71	9,49 – 14,11
<b>Ibéricos fósiles</b> (de Torres Pérez-Hidalgo, 1984)	♂	20	16,3	1,14	14,7 – 18,3
	♀	22	13,2	0,81	12,0 – 14,9



<b>Ibéricos fósiles</b> (este trabajo)	♂	13	16,61	0,88	15,53 – 18,01
	♀	18	13,50	0,76	11,98 – 15,03
<b>Cantábricos actuales</b> (este trabajo)	♂	2 (1 individuo)	16,40		
	♀	2 (1 individuos)	12,38		
<b>Pirineos S. XX</b> (este trabajo)	♀	2 (1 individuos)	11,23		

Según la Tabla 4, los valores medidos por de Torres Pérez-Hidalgo (1984) y los medidos en este trabajo son muy semejantes y se sitúan dentro de la variabilidad de los osos ibéricos fósiles.

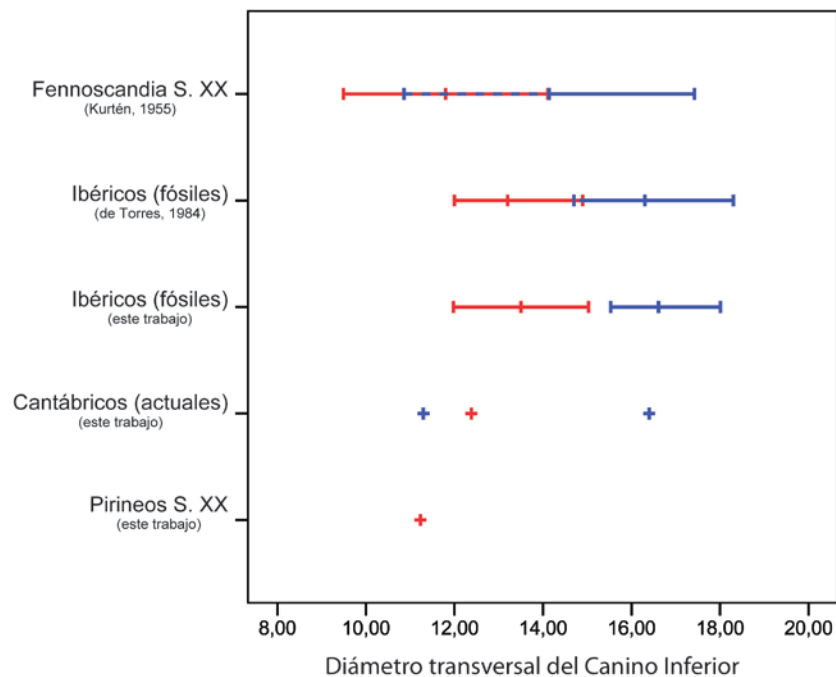


Figura 12. Diámetro transversal del canino inferior en distintas poblaciones

No existe superposición entre los sexos tal y como se han sexado, aunque existe cierta duda en algunos casos. En los actuales de Fennoscandia sí que existe superposición. Kurtén (1955) establece que en su muestra existe un 9% de los machos y un 9% de las hembras que son indistinguibles. Se observa que estos osos de Fennoscandia tienen valores menores que los fósiles ibéricos, es decir, toda la distribución está desplazada hacia valores menores. De los pocos especímenes actuales ibéricos que hemos podido medir, caen tanto dentro de la variación de los ibéricos como de los de Fennoscandia, excepto el de Quirós, que se correspondería con los machos más pequeños de Fennoscandia, y el juvenil de Pirineos con las hembras. A la luz de otras medidas se ha visto que los individuos actuales están desplazados hacia la parte inferior de la distribución, y hay que tener en cuenta que el macho de la Universidad de León es de gran tamaño con respecto a la población actual (García Marín, *com. pers.*).

Según los caninos inferiores, el número de individuos y sexos se puede observar en la Tabla 5:

**Tabla 5. Número mínimo de individuos con caninos superiores y su sexo estimado. Color rojo = dudoso.**

Cueva	Individuos
A Valiña	-
Arcoia	♀
Cincho de Valdejorada	-
Cuetu Blanco	-
O Eixe	♀
Gonzalo Palomar	♀
La Canal Fuerte	♂♂ - ♀
Pozo La Veiga'l Retuertu	♂
Pozo Toneyo	-
Pozu la Cigacha	♂
Pena Paleira	♂ - ♀♀
Purruñal	♂
Saballeiros	-
Somiedo	♂ - ♀♀♀
Sumio de Casares	-
Tarelo	♂ - ♀♀
Actual 1	♀
Actual 2	-
Universidad de León (Montado)	♂
Universidad de León (El Cuervo)	-
Quirós	♂
Pirineos	♀

#### 4.3.1.16. Premolares inferiores

- **P<sub>1</sub>.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 5 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:
  - Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 65).
- **P<sub>2</sub>.** Aunque sí que se ha visto que algunos individuos presentaban el alveolo, no se ha encontrado ningún segundo premolar para poder medir.
- **P<sub>3</sub>.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 1 individuo fósil. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:
  - Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 67).

- **P<sub>4</sub>**. Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 12 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:
  - Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 69).

#### 4.3.1.17. Primer molar inferior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 12 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 71).

El primer molar inferior nos permite inferir los pesos de los osos. Se han usado dos métodos diferentes, el de Van Valkenburgh (1990) y el de Legendre & Roth (1988). Se observa en la Tabla 6 que ambos métodos difieren en torno a unos 40-50 Kg. Las medidas de Van Valkenburgh dan como resultado unos 80-90 Kg y las de Legendre & Roth del orden de 120-140 Kg. Pero realmente estos métodos no parecen muy válidos porque aquí nos encontramos con machos grandes y hembras pequeñas y la variación en algunos casos es de solo 10 Kg. Estos métodos sí que servirían para dar una estima general de lo que podría pesar un oso, pero no para individuos concretos. En la Tabla 7 se pueden ver los pesos de los osos de Pirineos. Teniendo en cuenta que, en cuanto a medidas de cráneo, se encuentran en la parte baja de la distribución, y sus pesos son mayores que estos que hemos hallado, podemos concluir que estos métodos no nos dicen los pesos reales, si no que dan un peso orientativo general de la especie, aunque de todas formas, tirando a la baja, sobretudo en el caso de Van Valkenburgh.

Cueva	Sigla	Medida (tipo)	Medida (Long mm; Área mm <sup>2</sup> )	Peso (Kg)	Referencia
La Canal Fuerte	LCF-003-1996	Long. M-1	26,11	90,00	(Van Valkenburgh, 1990)
La Canal Fuerte	LCF-003-1996	Área M-1	326,11	143,07	(Legendre & Roth, 1988)
La Canal Fuerte	LCF-154	Long. M-1	23,37	85,24	(Van Valkenburgh, 1990)
La Canal Fuerte	LCF-154	Área M-1	267,12	129,51	(Legendre & Roth, 1988)
La Canal Fuerte	LCF-155	Long. M-1	23,16	84,86	(Van Valkenburgh, 1990)
La Canal Fuerte	LCF-155	Área M-1	257,31	128,46	(Legendre & Roth, 1988)
Pozu La Cigacha	CGLL-001	Long. M-1	24,45	87,15	(Van Valkenburgh, 1990)
Pozu La Cigacha	CGLL-001	Área M-1	290,22	134,87	(Legendre & Roth, 1988)
Pozu La Cigacha	CGLL-011	Long. M-1	23,93	86,23	(Van Valkenburgh, 1990)
Pozu La Cigacha	CGLL-011	Área M-1	274,48	132,29	(Legendre & Roth, 1988)
Purruñal	Pur-Lu-51	Long. M-1	24,34	86,96	(Van Valkenburgh, 1990)
Purruñal	Pur-Lu-51	Área M-1	297,43	134,33	(Legendre & Roth, 1988)
Pena Paleira (Alta)	SIPA-14	Área M-1	272,38	129,36	(Legendre & Roth, 1988)
Pena Paleira (Alta)	SIPA-14	Long. M-1	23,34	85,19	(Van Valkenburgh, 1990)
Pena Paleira (Alta)	SIPA-15	Área M-1	265,18	127,06	(Legendre & Roth, 1988)
Pena Paleira (Alta)	SIPA-15	Long. M-1	22,88	84,36	(Van Valkenburgh, 1990)
Pena Paleira (Medio)	SIPA-129	Área M-1	322,14	137,84	(Legendre & Roth, 1988)
Pena Paleira (Medio)	SIPA-129	Long. M-1	25,05	88,19	(Van Valkenburgh, 1990)
Pena Paleira (Medio)	SIPA-132	Área M-1	316,63	137,74	(Legendre & Roth, 1988)
Pena Paleira (Medio)	SIPA-132	Long. M-1	25,03	88,15	(Van Valkenburgh, 1990)
Somiedo	SH5-97-AO34-38	Long. M-1	22,11	82,96	(Van Valkenburgh, 1990)

Somiedo	SH5-97-A034-38	Área M-1	239,89	123,22	(Legendre & Roth, 1988)
Somiedo	SH5-97-N19-4	Long. M-1	23,47	85,42	(Van Valkenburgh, 1990)
Somiedo	SH5-97-N19-4	Área M-1	260,05	130,00	(Legendre & Roth, 1988)
Somiedo	SH5-97-U29-6	Long. M-1	22,88	84,36	(Van Valkenburgh, 1990)
Somiedo	SH5-97-U29-6	Área M-1	249,85	127,06	(Legendre & Roth, 1988)
Somiedo	SH5-98-S30-6	Long. M-1	25,33	88,67	(Van Valkenburgh, 1990)
Somiedo	SH5-98-S30-6	Área M-1	332,58	139,22	(Legendre & Roth, 1988)
Somiedo	SH5-98-V29-7	Long. M-1	24,66	87,51	(Van Valkenburgh, 1990)
Somiedo	SH5-98-V29-7	Área M-1	326,25	135,91	(Legendre & Roth, 1988)
Tarelo	TA-109	Long. M-1	23,87	86,13	(Van Valkenburgh, 1990)
Tarelo	TA-109	Área M-1	286,44	131,99	(Legendre & Roth, 1988)
Tarelo	TA-192	Long. M-1	23,75	85,92	(Van Valkenburgh, 1990)
Tarelo	TA-192	Long. M-1	23,75	85,92	(Van Valkenburgh, 1990)
Tarelo	TA-192	Área M-1	286,66	131,40	(Legendre & Roth, 1988)
Tarelo	TA-194	Long. M-1	23,88	86,15	(Van Valkenburgh, 1990)
Tarelo	TA-194	Long. M-1	23,88	86,15	(Van Valkenburgh, 1990)
Tarelo	TA-194	Área M-1	287,04	132,04	(Legendre & Roth, 1988)
Univ. León	Montado	Long. M-1	23,55	85,56	(Van Valkenburgh, 1990)
Univ. León	Montado	Long. M-1	23,45	85,38	(Van Valkenburgh, 1990)
Univ. León	Montado	Área M-1	291,95	129,90	(Legendre & Roth, 1988)
Univ. León	Montado	Área M-1	307,33	130,40	(Legendre & Roth, 1988)

Tabla 6. Pesos estimados a partir de las medidas del primer molar inferior. Área  $M_1 = \text{Anch.} \times \text{long. (mm}^2\text{)}$ .

Tabla 7. Pesos de osos cazados en Pirineos durante 1848-1948 registrados por Couturier (1954)

	N	Media	Peso mín.	Peso máx.
<b>Machos</b>	16	174,06	100	350
<b>Hembras</b>	9	118,11	75	245

#### 4.3.1.18. Segundo molar inferior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 14 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Anchura del talónido (Anexo I, figura 73).

#### 4.3.1.19. Tercer molar inferior

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 10 individuos fósiles y 3 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Anchura del talónido (Anexo I, figura 75).

#### 4.3.1.20. *Atlas*

En de Torres Pérez-Hidalgo (1984) no ofrece medidas individualizadas de los atlas, solamente los valores estadísticos, por lo que se han tomado las medidas de Altuna para reforzar nuestros datos de cara a representarlos visualmente en una recta. Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 7 individuos fósiles y 1 actual. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron dos gráficas bivariadas:

- Diámetro transversal Vs Diámetro anteroposterior (Anexo I, figura 77).
- Diámetro transversal de la articulación máximo Vs Diámetro anteroposterior de la articulación distal (Anexo I, figura 78).

#### 4.3.1.21. *Axis*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 4 individuos fósiles y 1 actual. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:

- Altura Vs Diámetro transversal de la articulación proximal (Anexo I, figura 80).
- Histograma del diámetro transversal de la articulación (Anexo I, figura 81).

### 4.3.2. Esqueleto apendicular: miembro anterior

#### 4.3.2.1. *Escápula*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 12 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas y un histograma:

- Longitud máxima Vs Diámetro anteroposterior (Anexo I, figura 83).
- Longitud máxima Vs Diámetro transversal de la articulación (Anexo I, figura 84).
- Diámetro transversal de la articulación Vs Diámetro anteroposterior de la articulación (Anexo I, figura 85).
- Histograma del diámetro transversal de la articulación (Anexo I, figura 86).

#### 4.3.2.2. Húmero

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 14 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas, diagramas de cajas e histogramas:

- Histograma y diagrama de cajas de la Longitud (Anexo I, figuras 88 y 89).
- Longitud Vs Diámetro Transversal Proximal (Anexo I, figura 90).
- Histograma y diagrama de cajas del Diámetro Transversal distal (Anexo I, figuras 91 y 92).
- Histograma y diagrama de cajas de Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figuras 93 y 94).

Con las medidas del húmero se han estimado los pesos de los individuos a estudio (Tabla 8). Se han utilizado los métodos de Viranta (1994) y Christiansen (1999).

Tabla 8. Pesos estimados de los osos a partir de su húmero. En rojo se han destacado los pesos poco probables.

Cueva	Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Referencia
A Valiña	VA88/RVTO/8	Diáfisis	39,12	897,49	(Viranta, 1994)
Arcoia	ARLU – 39 (2102)	Ancho epíf. distal	106,41	338,06	(Christiansen, 1999)
		Sup. dist. art	106,41	175,78	(Viranta, 1994)
Cuetu Blanco	CB-006	Long	271,15	91,01	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	94,54	151,27	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	89,88	187,89	(Christiansen, 1999)
		Long.	271,15	68,51	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	89,88	97,03	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	24,65	74,45	(Viranta, 1994)
La Canal Fuerte	LCF-004-1996	Long	367,80	279,63	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	135,34	390,72	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	106,72	341,50	(Christiansen, 1999)
		Long.	367,80	307,94	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	106,72	177,59	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	37,34	698,26	(Viranta, 1994)
La Canal Fuerte	LCF005-1996	Long	366,50	276,01	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	134,48	384,19	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	106,60	340,16	(Christiansen, 1999)
		Long.	366,50	302,61	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	106,60	176,89	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	37,38	702,31	(Viranta, 1994)
La Canal Fuerte	LCF-055	Circunf. mín. diáfisis	112,46	239,40	(Christiansen, 1999)
		Diáfisis	31,98	302,90	(Viranta, 1994)
La Canal Fuerte	LCF-96-036	Long	321,75	170,88	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	112,24	238,17	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	87,59	171,76	(Christiansen, 1999)
		Long.	321,75	159,25	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	87,59	88,60	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	31,35	272,09	(Viranta, 1994)
Pozu La Cigacha	CGLL-048	Circunf. mín. diáfisis	101,35	181,82	(Christiansen, 1999)
		Diáfisis	26,82	117,33	(Viranta, 1994)
Pozu La Cigacha	CGLL-049	Circunf. mín. diáfisis	100,43	177,49	(Christiansen, 1999)
		Diáfisis	25,67	92,64	(Viranta, 1994)
Pozu La Veiga'l Retuertu	PVR-015	Long	335,55	199,45	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	120,84	289,53	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	94,17	220,99	(Christiansen, 1999)
		Long.	335,55	195,88	(Viranta, 1994)

		Sup. dist. art	94,17	114,33	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	33,79	407,54	(Viranta, 1994)
Purruñal	Pur-Lu-16	Long	334,50	197,16	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	125,75	321,69	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	101,54	287,22	(Christiansen, 1999)
		Long.	334,50	192,87	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	101,54	149,06	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	38,18	787,22	(Viranta, 1994)
Pena Paleira	SIPA-24	Long	298,00	128,84	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	82,72	140,76	(Christiansen, 1999)
		Long.	298,00	109,12	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	82,72	72,44	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	27,60	136,93	(Viranta, 1994)
Somiedo	SH5-97-AD26-001	Circunf. mín. diáfisis	92,59	143,15	(Christiansen, 1999)
		Diáfisis	27,12	124,58	(Viranta, 1994)
Somiedo	SH5-97-T29-26	Long	319,90	167,29	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	96,94	161,64	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	84,13	149,29	(Christiansen, 1999)
		Long.	319,90	154,78	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	84,13	76,88	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	26,01	99,45	(Viranta, 1994)
Somiedo	SH5-97-T29-35	Long	321,65	170,68	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	96,14	158,13	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	85,09	155,30	(Christiansen, 1999)
		Long.	321,65	159,00	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	85,09	80,02	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	26,68	114,06	(Viranta, 1994)
Somiedo	SH5-98-S28-095	Circunf. mín. diáfisis	120,63	288,20	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	110,16	381,35	(Christiansen, 1999)
		Sup. dist. art	110,16	198,57	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	32,97	356,99	(Viranta, 1994)
Tarelo	TA-117	Diáfisis	33,23	372,43	(Viranta, 1994)
Tarelo	TA-Lu-c-2	Long	307,80	145,15	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	87,65	172,17	(Christiansen, 1999)
		Long.	307,80	127,99	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	87,65	88,82	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	30,24	224,05	(Viranta, 1994)
Tarelo	TA-Lu-c-3	Long	310,65	150,16	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	86,50	164,44	(Christiansen, 1999)
		Long.	310,65	133,94	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	86,50	84,78	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	30,03	215,79	(Viranta, 1994)
Univ. León		Long	317,00	161,77	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	117,38	268,11	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	87,09	168,37	(Christiansen, 1999)
		Long.	317,00	147,99	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	87,09	86,83	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	31,01	256,56	(Viranta, 1994)
Univ. León		Long	314,75	157,58	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	118,25	273,40	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	90,87	195,19	(Christiansen, 1999)
		Long.	314,75	142,88	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	90,87	100,84	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	31,99	303,41	(Viranta, 1994)
Univ. León	El Cuervo	Long	301,30	134,18	(Christiansen, 1999)
		Circunf. mín. diáfisis	110,39	227,92	(Christiansen, 1999)
		Ancho epíf. distal	89,06	182,00	(Christiansen, 1999)
		Long.	301,30	115,20	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	89,06	93,95	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	32,08	308,04	(Viranta, 1994)

Al observar todos los pesos, lo primero que llama la atención es la sobreestimación del peso que se produce en algunos individuos (color rojo) cuando se utiliza la medida de la diáfisis para estimar el peso según el método de Viranta (1994). En general, parece que las estimaciones de Christiansen (1999) son más homogéneas que las de Viranta (1994). En ambos casos, la longitud del húmero parece ser la medida más lógica. Así los machos actuales



andarían por los 130-170 Kg, igual que hembras como las de Tarelo, Somiedo, La Canal Fuerte o Pena Paleira. Los machos alcanzarían pesos más elevados: Purruñal y Pozu La Veiga'l Retuertu que serían machos de tamaño medio andarían por los 200 Kg, y los machos más grandes como los de La Canal Fuerte o Arcoia podrían haber alcanzado los 300 Kg. El subadulto de Cuetu Blanco, todavía en crecimiento, tendría menos peso que las hembras, y este rondaría los 90 Kg.

#### 4.3.2.3. Ulna

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 16 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas, diagramas de cajas e histogramas:

- Histograma de la Longitud (Anexo I, figura 95).
- Longitud Vs diámetro transversal del olecranon (Anexo I, figura 96).
- Longitud Vs Diámetro transversal de la articulación proximal (Anexo I, figura 97).
- Diámetro anteroposterior de la diáfisis (Anexo I, figura 98).

#### 4.3.2.4. Radio

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 13 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas, diagramas de cajas e histogramas:

- Histograma del diámetro anteroposterior de la diáfisis (Anexo I, figura 100).
- Diagrama de cajas del diámetro transversal de la diáfisis (Anexo I, figura 101).
- Longitud Vs Diámetro anteroposterior proximal (Anexo I, figura 102).
- Diámetro transversal distal Vs Diámetro anteroposterior distal (Anexo I, figura 103).

Con las medidas del radio se han hallado los pesos que sorportarían esos huesos (Tabla 9). Se ha seguido el método de (Viranta, 1994).

**Tabla 9. Pesos calculados a partir de las medidas del radio. Método de Viranta (1994)**

Cueva	Sigla	Tipo de Medida	Medida (mm)	Peso (Kg)
Cuetu Blanco	CB-004	Sup. prox. art	40,77	214,76
		Sup. dist. art	39,54	315,20
		Long.	251,50	77,55
Cuetu Blanco	CB-005	Sup. prox. art	40,28	208,34
		Sup. dist. art	39,57	316,13
La Canal Fuerte	LCF-008-1996	Sup. prox. art	46,37	296,66
		Sup. dist. art	42,78	426,85
		Long.	331,10	175,50

La Canal Fuerte	LCF-101	Sup. prox. art	47,45	314,31
		Sup. dist. art	42,40	387,19
La Canal Fuerte	LCF-009-1996	Sup. prox. art	44,89	273,46
		Sup. dist. art	41,71	387,19
		Long.	332,20	177,24
La Canal Fuerte	LCF-96-037	Sup. dist. art	43,48	454,38
La Canal Fuerte	LCF-96-038	Sup. prox. art	38,52	186,24
		Sup. dist. art	36,95	242,84
		Long.	276,80	103,09
O Eixe	EIX-004	Sup. prox. art	38,17	182,02
Pena Paleira	SIPA-3	Sup. dist. art	41,84	391,86
Pozu La Cigacha	CGLL-043	Sup. prox. art	40,76	214,63
		Sup. dist. art	37,31	252,07
		Long.	261,45	87,03
Purruñal	Pur-Lu-19	Sup. prox. art	43,74	256,22
		Sup. dist. art	41,79	390,06
		Long.	306,50	139,54
Purruñal	Pur-Lu-20	Sup. prox. art	43,56	253,58
		Sup. dist. art	44,61	501,55
		Long.	303,00	134,86
Somiedo	1996-SH5-001	Sup. prox. art	35,34	150,02
		Sup. dist. art	32,76	152,78
		Long.	292,40	121,33
Somiedo	SH5-97-V28-001	Sup. prox. art	35,46	151,30
		Sup. dist. art	31,50	131,37
		Long.	290,95	119,55
Somiedo	SH5-98-S28-035	Sup. prox. art	44,45	266,78
		Sup. dist. art	44,01	476,07
		Long.	320,55	159,41
Somiedo	SH5-98-S29-011	Sup. dist. art	31,75	135,43
Somiedo	SH5-98-U30-012	Sup. prox. art	37,33	172,13
		Sup. dist. art	37,54	258,11
		Long.	291,10	119,73
Tarelo	TA-Lu-c-5	Sup. prox. art	37,21	170,75
		Sup. dist. art	37,86	266,68
		Long.	276,05	102,27
Tarelo	TA-Lu-c-6	Sup. prox. art	37,18	170,40
		Sup. dist. art	38,31	279,09
		Long.	274,85	100,95
Univ. León	El Cuervo	Sup. prox. art	34,21	138,27
		Long.	274,00	100,03
Univ. León	Montado	Sup. prox. art	33,67	132,86
		Sup. dist. art	32,73	152,24
		Long.	275,20	101,33

A la luz de los resultados obtenidos, la longitud del radio es la que da un peso menor y la superficie distal articular el mayor, existiendo en algunos casos diferencias de más de 300 Kg. La superficie proximal articular parece que es la que da un peso más aproximado a la realidad. Los osos son animales con peso bastante variable, ya que pueden tener una diferencia de peso del 20% para machos y 40% para hembras desde que entran hasta que salen de hibernación (Kingsley *et al.*, 1983), pero como peso orientativo la superficie proximal articular parece que da el dato más fiable.

Los machos de La Canal Fuerte y Purruñal, son los que presentan unos pesos más elevados, mientras que los dos machos actuales se situarían en cuanto a peso con las hembras fósiles. Cuetu Blanco es un juvenil, y La Cigacha un subadulto ya que se han visto en esta colección huesos con epífisis sin soldar. Ambos se encuentran próximos ya que parece que

aunque por longitud sean más cortos que el resto, poseen una superficie articular comparable a la de los machos. Por sus molares y caninos de gran tamaño, Cuetu Blanco es macho, y según estas medidas, al menos uno de los individuos de La Cigacha también, sin embargo, el individuo al que pertenece el radio podría ser una hembra.

Representando en una gráfica (Figura 13) los pesos obtenidos con la superficie proximal articular frente a la longitud del radio, se ve que se diferencian perfectamente los machos, las hembras y los juveniles. También se observa que los juveniles tienen una longitud del radio menor en comparación con su superficie articular proximal (que es la que determina el cálculo del peso, y cuanto mayor sea, mayor será el peso que se calcula). Esto es así porque todavía el radio está en crecimiento longitudinal, y la epífisis proximal ya no (la epífisis proximal y la diáfisis se fusionan entre los 3 y 4 años, y la distal entre los 6 y 8 años, según Weinstock (2009) ).

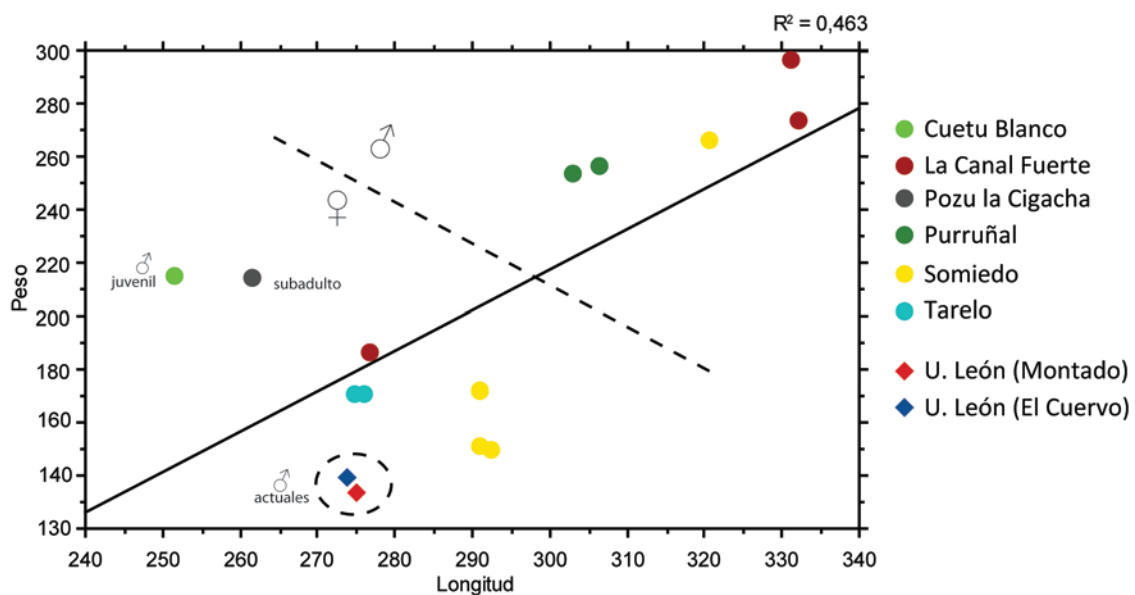


Figura 13. Gráfica biviariada de la longitud del radio frente al peso del animal.

#### 4.3.2.5. Escafolunar

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 7 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica biviariada:

- Diámetro anteoposterior Vs diámetro transversal (Anexo I, figura 105).

#### 4.3.2.6. Piramidal

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 4 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica biviariada:

- Diámetro anteorposterior Vs diámetro transversal (Anexo I, figura 107).

#### 4.3.2.7. *Pisiforme*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 5 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:

- Longitud Vs Diámetro Túber (Anexo I, figura 109).
- Histograma de la Longitud (Anexo I, figura 110).

#### 4.3.2.8. *Trapezio*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 1 individuo fósil. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro Anteroposterior (Anexo I, figura 112).

#### 4.3.2.9. *Hueso grande*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 2 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro Transversal (Anexo I, figura 114).

#### 4.3.2.10. *Trapezoide*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 2 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Diámetro anteroposterior Vs Diámetro transversal (Anexo I, figura 116).

#### 4.3.2.11. *Ganchudo*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 7 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro transversal (Anexo I, figura 118).

#### 4.3.2.12. Metacarpianos

- **Primer metacarpiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 6 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 120).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 121).
- **Segundo metacarpiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 7 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 123).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 124).
- **Tercer metacarpiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 4 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 126).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 127).
- **Cuarto metacarpiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 5 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 129).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 130).
- **Quinto metacarpiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 5 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 132).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 133).

**Índice de robustez de los metacarpianos:** ver metatarsianos.

#### 4.3.3. Esqueleto apendicular: miembro posterior

##### 4.3.3.1. Pelvis

En todos los mamíferos existe en mayor o menor grado diferenciaciones en la pelvis en cuanto a dimorfismo sexual. A diferencia de los humanos, donde este dimorfismo es muy

marcado debido al tamaño de la cabeza de la progenie, los osos dan a luz a crías de muy pequeño tamaño, entre 350-500 gramos (Couturier, 1954), por lo que, en principio, este dimorfismo sexual no ha de ser muy acusado.

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 12 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas, un diagrama de cajas y un histograma:

- Longitud Vs Diámetro transversal mínimo (Anexo I, figura 135).
- Longitud Vs Diámetro acetábulo (Anexo I, figura 136).
- Histograma/diagrama cajas del diámetro del acetábulo (Anexo I, figuras 137 y 138).
- Sacro: longitud Vs diámetro transversal (Anexo I, figura 139).

#### 4.3.3.2. Fémur

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 12 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas, un diagrama de cajas y un histograma:

- Histograma/Diagrama de cajas de la longitud (Anexo I, figuras 141 y 142).
- Longitud Vs Diámetro transversal proximal (Anexo I, figura 143).
- Diagrama de cajas del Diámetro transversal proximal (Anexo I, figura 144).
- Diagrama de cajas del Diámetro transversal de la diáfisis (Anexo I, figura 145).

Además de los análisis de las medidas, se calcularon los pesos de los animales a partir de los métodos de Viranta (1994) y Christiansen (1999).

**Tabla 10. Pesos estimados a partir de las medidas del fémur utilizando los métodos de Viranta (1994) y Christiansen (1999).**

Cueva	Sigla	Tipo de Medida	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
Cuetu Blanco	CB-008	Circunf. diáf.	80,55	129,26	(Christiansen, 1999)
La Canal Fuerte	LCF-006-1996	Long.	444,8	352,31	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	83,21	3799,9	
		Diáfisis	32,29	173,6	(Christiansen, 1999)
		Long.	444,8	270,24	
La Canal Fuerte	LCF-007-1996	Circunf. diáf.	117,55	395,09	(Viranta, 1994)
		Long.	443,4	347,16	
		Sup. dist. art	82,6	3709,84	(Christiansen, 1999)
		Diáfisis	31,97	168,06	
La Canal Fuerte	LCF-173	Long.	443,4	267,55	(Viranta, 1994)
		Circunf. diáf.	118,56	405,21	
		Long.	375,25	159,25	(Christiansen, 1999)
		Sup. dist. art	74	2592,36	
La Canal Fuerte	LCF-174	Diáfisis	25,61	81,55	(Viranta, 1994)
		Long.	375,25	157,27	
O Eixe	EIX-010	Circunf. diáf.	93,74	202,36	(Christiansen, 1999)
		Sup. dist. art	73,52	2537,94	
O Eixe	EIX-010	Long.	377,00	159,61	(Christiansen, 1999)
		Circunf. diáf.	92,04	191,71	

		Long. Diáfisis	377 25,34	162,75 78,78	(Viranta, 1994)
Pena Paleira	SIPA-106	Diáfisis	27,01	97	(Viranta, 1994)
		Circunf. diáf.	98,39	233,50	(Christiansen, 1999)
Pena Paleira	SIPA-2	Diáfisis	26,58	92,06	(Viranta, 1994)
Pozo La Cigacha	CGLL-047	Diáfisis	24,16	67,44	(Viranta, 1994)
		Circunf. diáf.	86,77	161,04	(Christiansen, 1999)
Purruñal	Pur-Lu-21	Long.	417,5	262,1	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	86,66	4337,99	
		Diáfisis	31,13	154,09	(Christiansen, 1999)
		Long.	417,5	220,89	
		Circunf. diáf.	115	370,29	
Purruñal	Pur-Lu-22	Long.	417	260,64	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	85,97	4226,4	
		Diáfisis	31,47	159,64	(Christiansen, 1999)
		Long.	417	220,05	
		Circunf. diáf.	115,95	379,41	
Somiedo	SH5-97-T28-12	Diáfisis	27,58	103,83	(Viranta, 1994)
		Circunf. diáf.	106,3	293,46	(Christiansen, 1999)
Somiedo	SH5-97-T29-58	Long.	380,6	170,13	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	66,18	1801,23	
		Diáfisis	22,89	56,55	(Christiansen, 1999)
		Long.	380,6	164,52	
		Circunf. diáf.	85,32	153,22	
Somiedo	SH5-98-S28-096	Sup. dist. art	82,33	3670,45	(Viranta, 1994)
		Diáfisis	26,93	96,07	(Christiansen, 1999)
		Circunf. diáf.	98,92	237,24	
Somiedo	SH5-98-T30-008	Long.	355,85	124,28	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	58,6	1211,56	
		Diáfisis	25,94	85,02	(Christiansen, 1999)
		Long.	355,85	132,81	
		Circunf. diáf.	95,9	216,46	
Tarelo	TA-Lu-c-7	Long.	367,1	143,73	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	77,77	3048,23	
		Diáfisis	24,61	71,62	(Christiansen, 1999)
		Long.	367,1	146,65	
Tarelo	TA-Lu-c-8	Long.	364,3	138,68	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	75,74	2796,41	
		Diáfisis	25,39	79,29	(Christiansen, 1999)
		Long.	364,3	143,12	
Univ. León	Montado	Long.	371,75	152,43	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	76,91	2939,71	
		Diáfisis	25,47	80,1	(Christiansen, 1999)
		Long.	371,75	152,64	
		Circunf. diáf.	97,83	229,59	
Univ. León	Montado	Long.	371,1	151,19	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	76,77	2922,3	
		Diáfisis	25,7	82,49	(Christiansen, 1999)
		Long.	371,1	151,80	
		Circunf. diáf.	93,6	201,47	
Univ. León	El Cuervo	Long.	358,05	127,91	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	73,62	2549,21	
		Diáfisis	28,43	114,63	(Christiansen, 1999)
		Long.	358,05	135,44	
		Circunf. diáf.	100,15	246,06	
Univ. León	El Cuervo	Long.	355,9	124,37	(Viranta, 1994)
		Sup. dist. art	74,68	2670,83	
		Diáfisis	27,67	104,94	(Christiansen, 1999)
		Long.	355,9	132,87	
		Circunf. diáf.	99,34	240,23	



De las tres medidas que toma Viranta (1994), la correspondiente a la superficie distal articular no es correcta, ya sea debido a que hemos cogido una medida errónea, que ha sido el diámetro transversal de los cóndilos, o que los cálculos del artículo no sean correctos. Me inclino a que el error esté producido por haber escogido una medida errónea. Las otras dos medidas, la de la longitud del fémur y la del diámetro de la diáfisis, parecen más correctas, dando un peso mayor, y por otro lado más lógico, la longitud del fémur.

De las dos medidas de Christiansen (1999) la circunferencia de la diáfisis da un peso mayor, que podría interpretarse como el peso máximo del animal. El peso obtenido con la longitud parece el más correcto.

Los subadultos de Pena Paleira, Cuetu Blanco y La Cigacha carecen de la medida de la longitud para poder comparar con otros individuos adultos la relación del peso con la longitud y el tamaño de la diáfisis, ya que las epífisis se encontraban separadas de la diáfisis (la diáfisis proximal se fusiona entre los 5-7 años y distal entre los 6-8 años).

#### 4.3.3.3. Tibia

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 14 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas, un diagrama de cajas e histogramas:

- Histograma / Diagrama de cajas de la longitud (Anexo I, figuras 147 y 148).
- Histograma / Diagrama de cajas del diámetro transversal proximal (Anexo I, figuras 149 y 150).
- Longitud Vs diámetro transversal de la diáfisis mínimo (Anexo I, figura 151).
- Diagrama de cajas del diámetro transversal de la diáfisis mínimo (Anexo I, figura 152).

Se han calculado los pesos (Tabla 11) de estos animales siguiendo el método de Viranta (1994).

**Tabla 11. Pesos estimados a partir de las medidas de la tibia utilizando el método de Viranta (1994).**

Cueva	Sigla	Tipo de Medida	Medida (mm)	Peso (Kg)
Cuetu Blanco	CB-003	Diáfisis	23,06	152,48
		Sup. dist. art	44,12	80,68
La Canal Fuerte	LCF-010-1996	Diáfisis	29,08	391,01
		Sup. prox. art	89,91	223,64
		Sup. dist. art	52,38	110,08
		Long.	331,4	321,28
La Canal Fuerte	LCF-165	Diáfisis	28,63	367,02
La Canal Fuerte	LCF-166	Sup. prox. art	76,56	123,59
La Canal Fuerte	LCF-175	Diáfisis	25,53	230,48
		Sup. dist. art	41,29	71,56
		Long.	275,4	133,12
Pena Paleira	SIPA-60	Sup. prox. art	72,27	99,90
Pozu La Cigacha	CGLL-044	Diáfisis	27,26	300,77
Pozu La Cigacha	CGLL-045	Diáfisis	25,52	230,11

Purruñal	Pur-Lu-23	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	30,35 90,5 47,46 306	465,12 229,10 92,08 219,80
Purruñal	Pur-Lu-24	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	31,11 89,19 43,54 307,5	514,25 217,1 78,77 224,98
Somiedo	SH5-97-729-1	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	23,11 73,28 38,15 287,4	153,83 105,15 62,02 163,08
Somiedo	SH5-97-U29-10	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	22,34 71,32 39,03 286,4	134,05 95,14 64,63 160,4
Somiedo	SH5-98-530-002	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	26,12 71,64 39,29 277,4	252,88 96,72 65,41 137,78
Somiedo	SH5-98-S28-066	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	29,29 87,34 52,59 321,7	402,61 200,94 110,88 278,91
Somiedo	SH5-98-U30-007	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	25,62 71,72 38,83 279,8	233,79 97,12 64,03 143,55
Tarelo	Ta-Lu-a-38	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	26,96 86,22 55,98 302,2	287,56 191,60 124,15 207,11
Tarelo	TA-Lu-c-11	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	25,83 78,2 47,97 272,8	241,67 133,64 93,88 127,24
Tarelo	TA-Lu-c-12	Diáfisis Sup. prox. art Sup. dist. art Long.	25,71 78,29 47,33 269,25	237,15 134,21 91,62 119,55
Tarelo	TA-202	Sup. prox. art	86,22	271,30
Univ. León		Diáfisis Sup. prox. art Long.	24,14 78,82 274,35	183,62 137,59 130,72
Univ. León		Diáfisis Sup. prox. art Long.	25,72 78,87 275,65	237,52 137,91 133,69
Univ. León	El Cuervo	Diáfisis Sup. prox. art Long.	22,55 76,79 265,95	139,24 124,96 112,73
Univ. León	El Cuervo	Diáfisis Sup. prox. art Long.	22,2 75,23 268,5	130,68 115,85 117,97

En este caso los pesos hallados con la diáfisis son los mayores, y en algunos casos parecen exagerados, como en el oso de Purruñal. Los menores son los que se obtienen con la superficie distal articular. En muchos casos los pesos obtenidos con la longitud y la superficie proximal articular son semejantes, aunque esta última suele ser menor. Estas dos medidas parecen dar un peso más lógico.

#### 4.3.3.4. *Fíbula*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 6 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada, diagrama de cajas e histogramas:

- Histograma/ Diagrama de cajas de la longitud (Anexo I, figuras 154 y 155).
- Diámetro de la diáfisis máximo (Anexo I, figuras 156 y 157).
- Longitud Vs diámetro de la diáfisis máximo (Anexo I, figura 158).

#### 4.3.3.5. *Rótula*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 3 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro transversal (Anexo I, figura 160).

#### 4.3.3.6. *Sesamoideos*

Solamente se ha medido un resto (ver ANEXO I), y carecemos de medidas de comparación, por lo que no se ha realizado ninguna representación gráfica.

#### 4.3.3.7. *Astrágalo*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 8 individuos fósiles y 1 actual. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro Transversal (Anexo I, figura 163).

#### *4.3.3.8. Calcáneo*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 6 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro Transversal (Anexo I, figura 165).

#### *4.3.3.9. Cuboide*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 4 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro Anteroposterior (Anexo I, figura 167).

#### *4.3.3.10. Escafoide*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 6 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Diámetro Transversal Vs Diámetro Anteroposterior (Anexo I, figura 169).

#### *4.3.3.11. Primer cuneiforme*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 3 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro Anteroposterior (Anexo I, figura 171).

#### *4.3.3.12. Segundo cuneiforme*

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 4 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro Anteroposterior (Anexo I, figura 173).

#### 4.3.3.13. Tercer cuneiforme

Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 5 individuos fósiles. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:

- Longitud Vs Diámetro Transversal (Anexo I, figura 175).

#### 4.3.3.14. Metatarsianos

- **Primer metatarsiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 10 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 177).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 178).
- **Segundo metatarsiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 5 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 180).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 181).
- **Tercer metatarsiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 8 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 183).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 184).
- **Cuarto metatarsiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 10 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 186).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 187).
- **Quinto metatarsiano.** Se han medido los restos pertenecientes, como mínimo, a 6 individuos fósiles y 2 actuales. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada y un histograma:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal de la Diáfisis (Anexo I, figura 189).
  - Histograma de la longitud (Anexo I, figura 190).

## Índice de robustez de los metápodos

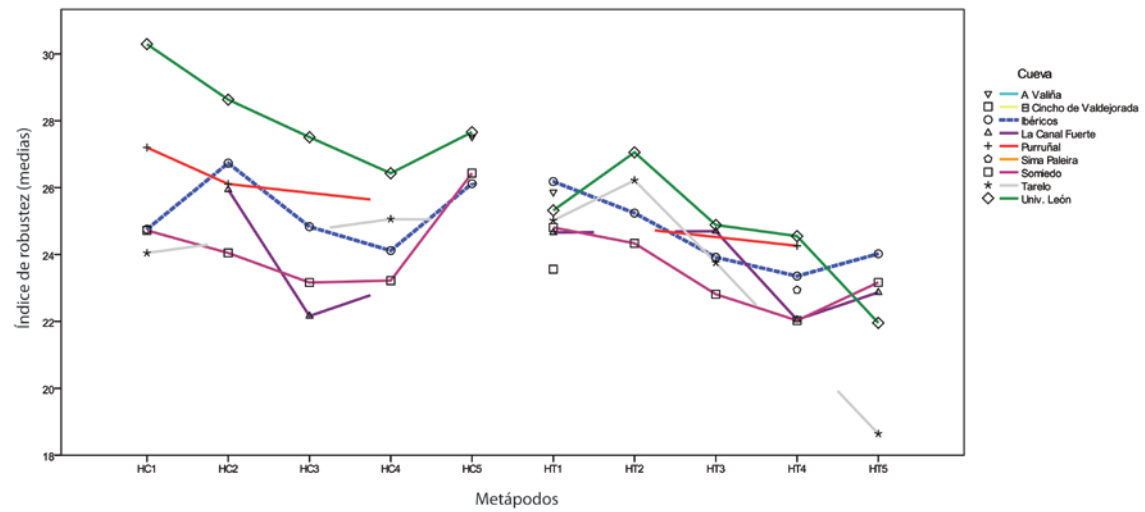


Figura 14. Índice de robustez de los metápodos dividido por cueva (HC = metacarpianos, HT = metatarsianos).

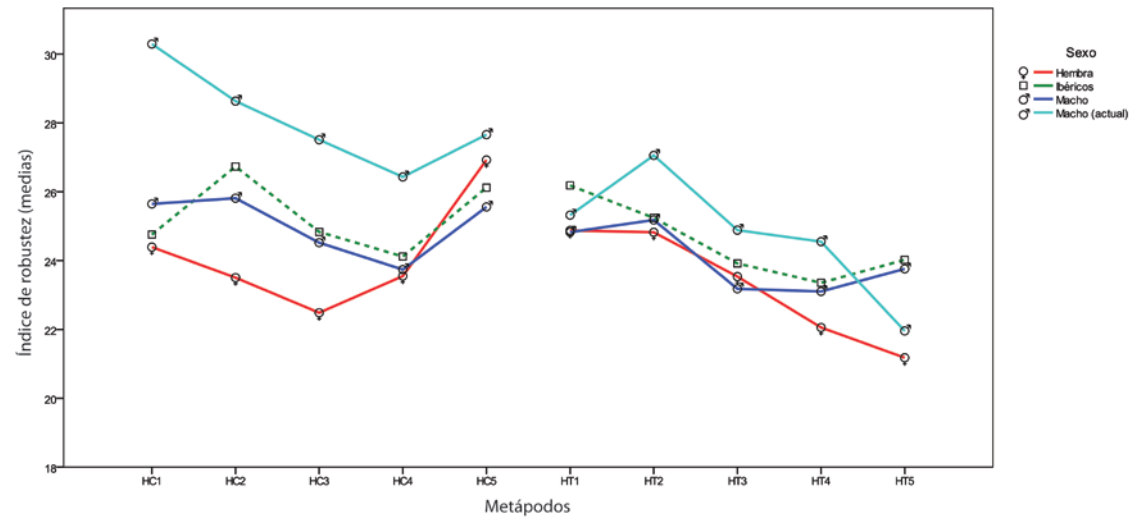


Figura 15. Índice de robustez de los metápodos dividido por sexo (HC = metacarpianos, HT = metatarsianos).

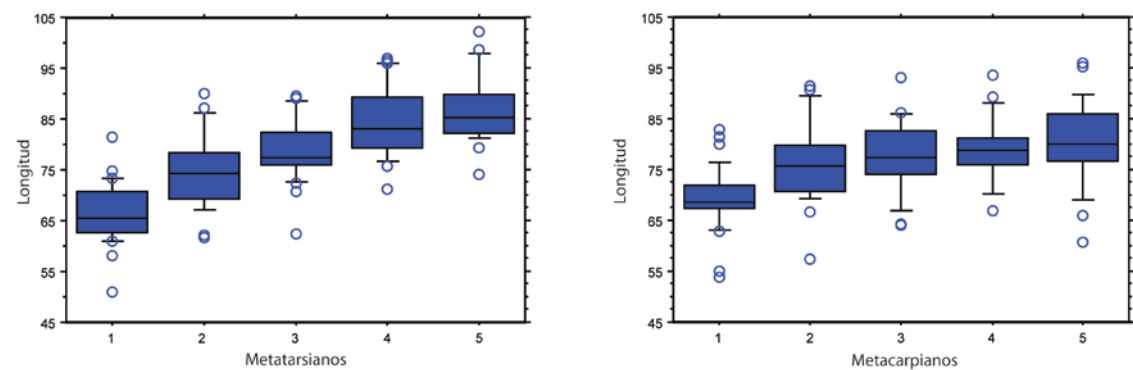


Figura 16. Longitud de los metápodos.

## Metacarpianos

En general, los más robustos son el primero y el segundo metacarpiano, y el que menos, el cuarto. Si los analizamos pormenorizadamente (Figura 14), nos encontramos que para la muestra de los osos ibéricos esto no ocurre y que los más robustos son el segundo y el quinto. Esto se puede deber a algún tipo de problema en la toma de medidas, o del propio sesgo de la muestra.

Los osos con los metacarpianos más robustos de la muestra son los actuales y que en general se salen de la distribución del resto de individuos fósiles que parece ser bastante homogénea. Esto se puede deber a que realmente son más robustos porque son más cortos pero no más finos (al tener menor tamaño los huesos no se reducen de forma proporcional) pero también a que presentan patologías ambos individuos, aunque las medidas que se presentan se han intentado tomar evitando las malformaciones óseas. Por otra parte, presentan menor tamaño que los machos fósiles y caen con las hembras fósiles en caracteres que no son claramente dimórficos (ej. caninos). Esto se puede deber a que la reducción de tamaño que presentan no es isométrica, y por lo tanto aunque se han reducido en longitud, no en anchura, ya que estos necesitan unas anchuras mínimas, y es quizás por esto por lo que su robustez es mayor.

También se observa que los metacarpianos fósiles entran dentro de la variación de los osos pardos ibéricos, dónde se podría destacar que los osos más pequeños de Somiedo y La Canal Fuerte serían menos robustos en el tercer metacarpiano que los ibéricos, y los de Somiedo además para el cuarto. Somiedo, en general, son los menos robustos.

Por sexos (Figura 15) los machos son más robustos, especialmente los machos actuales. En el quinto metacarpiano se intercambian los puestos, pero se puede deber a que trabajamos con muestras muy pequeñas o a que haya habido algún error asignando sexos.

También se han representado por separado los diferentes índices de cada metacarpiano medido y excluyendo a los ibéricos, que ya se ha visto que incluyen a los fósiles.

Si analizamos simplemente la longitud (Figura 16), se observa que se superponen las medidas, siendo el primero el más corto de media y el quinto el más largo. Los metacarpianos del 2 al 5 no difieren demasiado en longitud.

## Metatarsianos

Los metatarsianos más robustos son el primero y el segundo, mientras que el cuarto y el quinto son los menos robustos. En los actuales (Figura 14) se observa, al igual que en los metacarpianos, que tienen una mayor robustez. Por sexos (Figura 15) sucede lo mismo que con los metacarpianos y aunque existen menos diferencias, las hembras son un poco más gráciles.



El cuarto y el quinto metatarsiano son más largos, mientras que el primero es el más corto. Aunque también existe superposición de medidas, existe una mayor diferencia entre el quinto y el primer metatarsiano que entre sus correspondientes metacarpianos.

### Metacarpianos Vs Metatarsianos

En general son más largos los metatarsianos, sobretudo el cuarto y el quinto. El problema es que al tratarse de medias, estas dependan de la mayor o menor cantidad de machos y hembras en la muestra.

Si nos fijamos en los machos actuales, los metacarpianos son más robustos que los metatarsianos, sin embargo, en los fósiles parece que no hay tanta diferencia.

En la Figura 17 se ilustran una pata delantera y otra trasera de oso pardo pertenecientes al esqueleto montado de la Facultad de Veterinaria de la Universidad de León.



Figura 17. Diferencias carpo y tarso en el esqueleto de la Universidad de León (las terceras falanges no son de oso)

#### 4.3.3.15. Falanges

- **Primera falange.** No se puede estimar a cuantos individuos pertenecen como mínimo, puesto que cada individuo presentaría 20 primeras falanges. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal Proximal (Anexo I, figura 191).
- **Segunda falange.** No se puede estimar a cuantos individuos pertenecen como mínimo, puesto que cada individuo presentaría 16 segundas falanges. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizó una gráfica bivariada:
  - Longitud Vs Diámetro Transversal distal (Anexo I, figura 193).
- **Tercera falange.** No se puede estimar a cuantos individuos pertenecen como mínimo, puesto que cada individuo presentaría 20 terceras falanges. Las medidas se encuentran en el ANEXO I. Con estas medidas se realizaron gráficas bivariadas:
  - Longitud Vs Anchura (Anexo I, figura 195).
  - Anchura Vs Diámetro de la Articulación (Anexo I, figura 196).

### 4.3.4. Descripción de los individuos

#### 4.3.4.1. A Valiña

De esta cueva se han medido los restos de úrsidos pertenecientes a las campañas de 1987 y 1988. En total se han identificado 15 restos de oso pardo, 9 de oso de las cavernas, y un canino no se pudo atribuir a ninguna de las dos especies. En la Tabla 12 se recoge la relación de restos y su identificación.

Uno de los problemas que nos encontramos a la hora de identificar las especies es que existe presencia tanto de oso pardo como de oso de las cavernas en esta cueva. En restos con morfología no determinante podría existir alguna confusión sobre todo si nos encontramos con hembras pequeñas de osos de las cavernas que superponen su distribución de tamaño con osos pardos. Además estos restos son Pleistocenos con datación incierta, por lo que los tamaños han podido ir variando según nos encontremos en épocas más o menos frías donde exista un mayor o menor dimorfismo sexual.

Tabla 12. Piezas de úrsidos identificadas en los restos de las campañas de 1987 y 1988.

Especie	Pieza	Lado	Sigla	Comentarios
<i>U. arctos</i>	C+	S	VA/87/13E/1	
<i>U. spelaeus</i>	HT1	D	VA/87/18F/27	
<i>U. spelaeus</i>	HT1	D	VA/87/29G/6	
<i>U. arctos</i>	HC5	D	VA87/14E/3	
<i>U. arctos</i>	C+	D	VA87/PROSP/12D/9	
<i>U. arctos</i>	HT1	S	VA87/17F/8	
<i>U. arctos</i>	HF3	-	VA87/14D/74	
<i>U. arctos</i>	HAS	S	VA87/14D/162	
<i>U. arctos</i>	HF2	-	VA87/16F/34	Identificado como <i>Crocota</i>
<i>U. arctos</i>	M-2	S	VA87/16F/37	
<i>U. arctos</i>	HT5	D	VA87/LIMPIEZAEXTERIOR/4	
<i>U. arctos</i>	C+	S	VA88/16E/159	
<i>Ursus sp.</i>	C+	D	VA88/16E/391	Es de gran tamaño y está gastado
<i>U. spelaeus</i>	I+2	D	VA88/16E/245	
<i>U. arctos</i>	HF3		VA88/16E/231	
<i>U. spelaeus</i>	P+4	D	VA88/16E/119	
<i>U. arctos</i>	HF1		VA88/16E/51	
<i>U. arctos</i>	HT4	D	VA88/14C/52	Patología en la parte distal, posible tumor
<i>U. spelaeus</i>	M-1	D	VA88/15E/290	
<i>U. arctos</i>	HHU	S	VA88/RVTO/8	No medible
<i>U. spelaeus</i>	M+2	D	VA88/14D/4.1	
<i>U. spelaeus</i>	HC5	D	VA88/15D/5.22	
<i>U. spelaeus</i>	HEF	S	VA88/15D/5.21	
<i>U. arctos</i>	HF1		VA88/13C/4	
<i>U. spelaeus</i>	HRO	D	VA88/15F/41	

Hay cuatro caninos superiores, dos derechos y dos izquierdos, sin embargo parece que pertenecen a 4 individuos diferentes. Los dos derechos pertenecerían a machos y los dos izquierdos a hembras. El izquierdo que lleva de sigla VA/87/13E/1 sería claramente una

hembra, el otro es algo dudoso ya que al no tener la medida de longitud que lo apoye, podría ser un macho pequeño del tamaño del macho de Arcoia. Los tamaños de estos caninos se superponen con los de las hembras pequeñas de los osos de las cavernas.

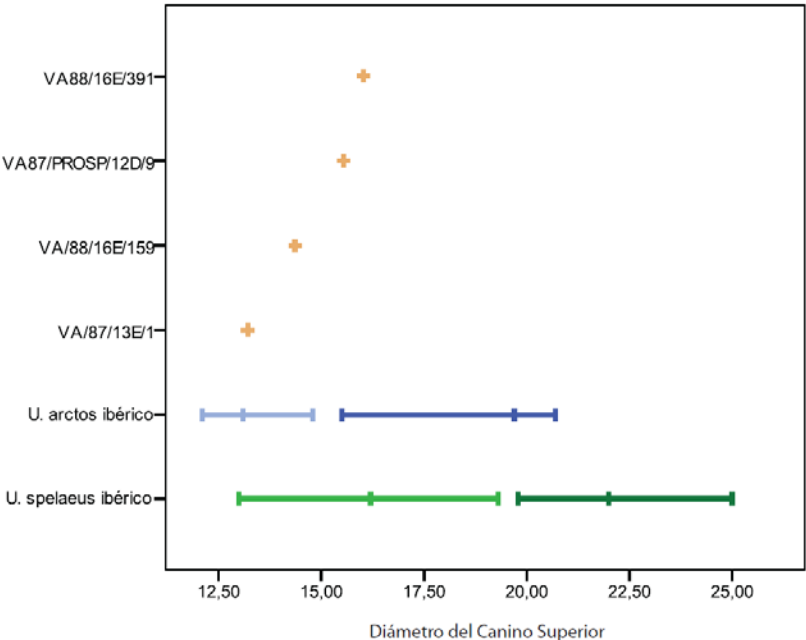


Figura 18. Diámetro del canino superior de los caninos identificados como *U. arctos* de A Valiña y las medidas de las poblaciones ibéricas de oso pardo y oso de las cavernas.

Podríamos catalogar de pertenecientes a alguna hembra de oso pardo al quinto metacarpiano y los primer y quinto metatarsianos que han aparecido. Por otra parte, hay un segundo molar superior de tamaño grande que puede haber pertenecido a un macho y una diáfisis de un húmero que también se sitúa con los machos.

Según esto habría como mínimo 4 osos pardos, y 2 osos de las cavernas.

Tabla 13. Peso estimados de un oso de A Valiña.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
VA88/RVTO/8	Húmero - Diáfisis	39,12	897,49	(Viranta, 1994)

En la Tabla 13 está el único peso que se ha podido calcular para los osos pardos de esta cueva. Aunque esta medida nos dice que el húmero pertenecía a un macho grande este peso de casi 900 Kg es demasiado elevado.

#### 4.3.4.2. Arcoia

Arcoia es otra cueva en la que se han encontrado restos Pleistocenos, por lo que los tamaños pueden ser algo diferentes a los del Holoceno.

En principio parece que solo hay dos individuos adultos, uno de ellos representado solamente por un húmero de gran tamaño (semejante en tamaño al del macho grande de La Canal Fuerte) del que se conserva la parte distal. Muestra una morfología poco común, ya que presenta el orificio supratroclear, sobre el que de Torres Pérez-Hidalgo (1984) dice que es un carácter vestigial y que su presencia o ausencia no posee carácter específico, aunque aparece en mayor frecuencia en *U. arctos* que en otros úrsidos. De todos los húmeros que se han medido en esta Tesis, este ha sido el único que presentaba este carácter. Está datado en >40.000 años.

De los restos que se podrían considerar del otro individuo se conserva el cráneo y fragmentos de mandíbula, ulna, pelvis, costillas y una vértebra. Sería un macho pequeño por el tamaño del cráneo y el diámetro transversal del canino superior. En cuanto a otras medidas del cráneo, se sitúa en el límite inferior para machos y el superior para hembras. Presenta una morfología diferente a la del resto de cráneos, lo que quizás se deba a su antigüedad. Es un cráneo más "achatado" (en contraposición al más moderno que es todo lo contrario). Los caninos del cráneo se separan un poco en cuanto a anchura del resto de caninos de machos siendo su medida inferior, sin embargo, la longitud los sitúa con los machos. Con las medidas de los caninos inferiores hay cierta discrepancia, ya que se colocan junto a las hembras. A simple vista se parece a los otros restos achacables a este individuo. Podría ser que nos encontremos ante uno de esos individuos que no se pueden sexar por los caninos ya que se encuentran en la zona de superposición machos y hembras, es decir, un individuo alofiso. También al ser de otra época, estas distribuciones han podido cambiar como sucede con las actuales y las holocenas. El diámetro del acetábulo de la pelvis la sitúan con las hembras de mayor tamaño. Estaría datado en  $36093 \pm 1065$  calBP.

Tabla 14. Pesos estimados de los osos de Arcoia.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>ARLU – 39 (2102)</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	106,41	338,06	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	106,41	175,78	(Viranta, 1994)
<b>ARLU-38</b>	Long. cráneo	348,5	216,40	(Van Valkenburgh, 1990)

En la Tabla 14 se encuentran las estimaciones de los pesos de los osos de Arcoia. Por una parte tendríamos ARLU-38 que es el cráneo y que parece pertenecer al individuo datado en  $36093 \pm 1065$ . Al ser un macho pequeño un peso de unos 200 Kg sí que parece adecuado. El otro individuo, datado en >40.000 y del que solo se conserva el húmero, arroja por una parte un peso de 338 Kg y otro de 175. Al pertenecer a un macho grande, quizás sí que pudo haber

alcanzado los 300 Kg. Los osos pueden cambiar de peso antes y después de la hibernación, por lo que quizás estos dos métodos diferentes sobre la misma medida, nos pueden estar dando pesos máximo y mínimo del individuo.

La fórmula dentaria del individuo al que pertenece el cráneo sería la siguiente:

$$\text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{1-0-3-4}{1-?-?-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

#### 4.3.4.3. Cincho de Valdejorada

Aunque la colección era mayor de lo que se ha medido en esta Tesis, parece que solo hay 2 individuos. Originalmente estaba compuesta por: 2 cráneos, 2 mandíbulas (una completa y otra hemimandíbula), piezas dentaria sueltas, varios huesos largos fragmentados, varios huesos del carpo, dos vértebras, costillas fragmentadas y un trozo de escápula. Lo que se ha medido ha sido uno de los cráneos con sus dos caninos, un canino superior suelto, dos hemimandíbulas derechas, y un primer metatarsiano.

La antigüedad de estos restos es desconocida, ya que no presentaba colágeno suficiente para poder datarse ni tampoco suficiente ADN.

El cráneo presenta un perfil un tanto abombado, que podría recordar a un oso de las cavernas, aunque se trata efectivamente de un oso pardo. Este cráneo perteneció a un macho grande, lo cual se certifica con el tamaño de los caninos superiores. Además de este cráneo hay un canino superior derecho suelto que se encuentra en el límite inferior de la distribución de machos. Nos podemos estar encontrando frente a uno de esos individuos que son intermedios, porque el primer metatarsiano se sitúa en una zona dudosa y queda junto al macho pequeño de La Canal Fuerte.

#### 4.3.4.4. Cuetu Blanco

Se trata de un macho juvenil de entre 1 y 2 años cuyo tamaño final habría sido bastante grande (basado en el tamaño del canino y los molares). Tiene toda la dentición definitiva erupcionada, excepto el canino que no lo está del todo. El canino empieza a emerger a partir del año aproximadamente, aunque en algunos casos el canino de leche puede permanecer hasta los 15 meses como máximo (Dittrich, 1960). Por otra parte, en cuanto a conocer su edad por la fusión de los distintos huesos siguiendo los resultados de Weinstock (2009), hay una primera falange que se encuentra fusionándose, lo que indica que todavía no había llegado a los 2 años. Su edad es holocena, y está datado en 9703±82 años CalBP.

Tabla 15. Pesos estimados del oso de Cuetu Blanco.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
CB-004	Radio - Sup. dist. art	39,54	315,20	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	251,50	77,55	
	Radio - Sup. prox. Art	40,77	214,76	
CB-005	Radio - Sup. dist. art	39,57	316,13	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	40,28	208,34	
CB-006	Húmero – Ancho epífisis distal	89,88	187,89	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	94,54	151,27	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	24,65	74,45	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	271,15	68,51	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	271,15	91,01	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	89,88	97,03	(Viranta, 1994)
CB-008	Fémur - Circunferencia diáfisis	80,55	129,26	(Christiansen, 1999)

En este caso tenemos un solo individuo, y según los pesos calculados en la Tabla 15, su peso parece que oscila entre los 70 y los 300 Kg de peso. En este caso lo que está sucediendo es que nos encontramos con un juvenil que tiene epífisis delgadas y diáfisis ya con prácticamente sus dimensiones finales de anchura. Las medidas por el método de Viranta parecen más conservadoras que las de Christiansen para las mismas medidas. De esto, podría extrapolarse que a su edad podría pesar unos 70-90 Kg, y que de adulto su peso podría haber alcanzado los 300 Kg.

#### 4.3.4.5. Gonzalo Palomar

El cráneo de esta cueva pertenece a una hembra de tamaño medio-grande. Al contrario de lo que sucedía con Arcoia, este cráneo es en proporción el más alto de la muestra. También es el más moderno de todos los fósiles datados, proporcionando una edad de  $2442 \pm 61$  cal BP.

Además del cráneo hay una mandíbula de hembra, y dos caninos inferiores también de hembra que parecen pertenecer a un mismo individuo por las medidas semejantes. Sin embargo, estos no pertenecen a la mandíbula, la cual se correspondería con el cráneo.

Tabla 16. Peso estimado del oso de Gonzalo Palomar.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
GP-2	Long. cráneo	312,45	173,56	(Van Valkenburgh, 1990)

Se ha calculado el peso del animal al que corresponde el cráneo (Tabla 16). Este cráneo pertenece a una hembra de tamaño medio-grande, por lo que sí que parece un peso acertado el de 170 Kg.

## 4.3.4.6. La Canal Fuerte

El número mínimo de individuos de esta cueva se puede establecer en 3 como mínimo y 4 como máximo, ya que hay lo que parecen 4 hemimandíbulas izquierdas, sin embargo, una es solo un fragmento proximal que no es medible pero que quizás podría corresponderse con LCF-154, ya que no se superponen. Habría un macho grande (esqueleto bastante completo), un macho de tamaño más pequeño y una hembra mediana.

El tamaño del macho grande viene determinado por el cráneo, las mandíbulas y los huesos largos, sin embargo no es ni mucho menos el más grande de toda la muestra ibérica. Al comparar estos huesos largos con el macho de Purruñal, se observa que son menos robustos. No se contempla que se trate de un subadulto ya que las epífisis estaban fusionadas. El canino superior y el segundo molar superior también lo sitúan como un macho grande.

Tabla 17. Pesos estimados de los osos de La Canal Fuerte

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>Macho grande</b>				
<b>LCF-001-1996</b>	Long. cráneo	369,2	243,15	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>LCF-003-1996</b>	Área M-1	326,11	143,07	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	26,11	90,00	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>LCF-004-1996</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	106,72	341,50	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	135,34	390,72	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	37,34	698,26	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	367,8	307,94	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	367,8	279,63	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	106,72	177,59	(Viranta, 1994)
<b>LCF-005-1996</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	106,6	340,16	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	134,48	384,19	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	37,38	702,31	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	366,5	302,61	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	366,5	276,01	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	106,6	176,89	(Viranta, 1994)
<b>LCF-006-1996</b>	Fémur - Circunferencia diáfisis	117,55	395,09	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	32,29	173,60	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	444,8	352,31	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	444,8	270,24	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	83,21	3799,90	(Viranta, 1994)
<b>LCF-007-1996</b>	Fémur - Circunferencia diáfisis	118,56	405,21	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	31,97	168,06	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	443,4	347,16	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	443,4	267,55	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	82,6	3709,84	(Viranta, 1994)
<b>LCF-008-1996</b>	Radio - Sup. dist. art	42,78	426,85	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	331,10	175,50	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	46,37	296,66	(Viranta, 1994)
<b>LCF-009-1996</b>	Radio - Sup. dist. art	41,71	387,19	(Viranta, 1994)

	Radio - Long.	332,20	177,24	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	44,89	273,46	(Viranta, 1994)
<b>Hembra</b>				
<b>LCF-154</b>	Área M-1	267,12	129,51	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	23,37	85,24	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>LCF-155</b>	Área M-1	257,31	128,46	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	23,16	84,86	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>LCF-173</b>	Fémur - Circunferencia diáfisis	93,74	202,36	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	25,61	81,55	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	375,25	159,25	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	375,25	157,27	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	74	2592,36	(Viranta, 1994)
<b>LCF-174</b>	Fémur - Sup. dist. art	73,52	2537,94	(Viranta, 1994)
<b>LCF-96-036</b>	Húmero - Ancho epífisis distal	87,59	171,76	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	112,24	238,17	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	31,35	272,09	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	321,75	159,25	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	321,75	170,88	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	87,59	88,60	(Viranta, 1994)
<b>LCF-055</b>	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	112,46	239,40	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	31,98	302,90	(Viranta, 1994)
<b>LCF-96-038</b>	Radio - Sup. dist. art	36,95	242,84	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	276,80	103,09	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	38,52	186,24	(Viranta, 1994)
<b>Macho</b>				
<b>LCF-101</b>	Radio - Sup. dist. art	42,40	387,19	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	47,45	314,31	(Viranta, 1994)
<b>LCF-96-037</b>	Radio - Sup. dist. art	43,48	454,38	(Viranta, 1994)

En la Tabla 17 se encuentran los distintos pesos calculados para los osos de La Canal Fuerte. En color rojo se han destacado los pesos poco probables.

Por pesos también se observa un número mínimo de tres individuos. Por una parte el macho grande al que pertenece el cráneo y está datado en  $10216 \pm 28$  calBP. Por la longitud del cráneo su peso se establece en 243 Kg, un peso razonable para el tamaño de este macho, que sin ser de los más grandes de la distribución, es bastante grande. Por el contrario los pesos que dan los molares parecen muy bajos: 90-143 Kg. Hay medidas que dan pesos extremadamente altos. No existe una cierta concordancia con los pesos, por lo que se podría decir a groso modo que este oso podría pesar entre unos 250-300 Kg, o incluso más (400 como muchísimo).

Con el peso de la hembra también se obtienen resultados dispares. Los pesos mínimos andan sobre los 80 Kg, pero pertenecen a los molares o a la diáfisis del fémur. Quizás este es el peso mínimo que podía alcanzar el animal. Como peso máximo aparecen los 300 Kg. Un peso variable entre 150-250 parece quizás lo más acertado.

El otro macho es de menor tamaño para otros huesos, sin embargo en las medidas del radio, que son las que se usaron para calcular su peso, parecen superar al macho grande.



Quizás hay más de dos machos en la muestra aunque no parece que ningún elemento esquelético lo demuestre.

#### 4.3.4.7. O Eixe

En esta cueva sólo hay un individuo de oso pardo, en concreto una hembra adulta de tamaño medio-grande.

**Tabla 18. Pesos estimados del oso de O Eixe.**

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
EIX-010	Fémur - Long.	377,00	159,61	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Circunf. diáf.	92,04	191,71	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Long.	377	162,75	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	25,34	78,78	(Viranta, 1994)
	Fémur - Circunf. diáf.	99,34	240,23	(Viranta, 1994)

En la Tabla 18 se ha estimado el peso de la osa de O Eixe, que se situaría alrededor de los 150 – 200 Kg.

#### 4.3.4.8. Pena Paleira

En esta cueva distinguimos varias zonas con restos fósiles. Se han hecho 6 dataciones diferentes y solo dos se solapan, sin embargo los restos se han encontrado a mucha distancia de la cueva y no parece posible que pertenezcan al mismo individuo. Por el primer molar superior se ha podido establecer un número mínimo de 4 individuos. En cada zona principal (alta, media y baja) ha aparecido al menos un primer molar derecho, y en el llamado “huevo de la estalagmita” apareció un germen de primer molar que, aunque en este caso se trataba del molar del lazo izquierdo, al ser un germen podemos determinar con seguridad que se trataba de un individuo diferente. El del individuo subadulto y el germen son los más grandes, el resto son de tamaño medio.

- **Zona alta:** en esta zona hay una hembra de tamaño medio-pequeño. Se ha sexado por el canino superior. Datado en  $7341 \pm 55$  años. La fórmula dentaria de este individuo sería la siguiente:

$$\text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{1-2-3-4}{1-?-?-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

- **Zona media:** En esta zona nos encontramos restos de al menos dos individuos. Uno de los individuos solamente está representado una diáfisis de un fémur al que le faltan las epífisis por carroñeo, ya que presenta marcas de punciones y chupeteo. Por el diámetro de esta diáfisis, parece que pertenecería a una hembra. Se ha datado en >40.000 años. Próximo, pero desconectado de este hueso, se encuentra un subadulto

datado en  $7468 \pm 31$  calBP del que se conservan bastantes piezas del esqueleto. A excepción de los huesos del carpo, metapodos y falanges, el resto están bastante fragmentados y disueltos por el agua. Se trata de un subadulto de entre 4-5 años de edad, ya que el acetábulo de la pelvis está fusionándose (Weinstock, 2009). Entre los 5,7 y los 7,9 años de edad alcanzarían el 90% de su tamaño corporal (Kingsley et al., 1988), lo que indica que este oso todavía tendría que aumentar más de tamaño. Este individuo por el diámetro de sus caninos se puede considerar un macho. Además de por el estado de fusión de los huesos, su juventud se puede observar también en el poco desgaste de sus piezas dentales. Este ejemplar, aunque no está desarrollado completamente, es el más grande de toda la cueva a excepción de los diámetros de las diáfisis de sus huesos largos (fémur y radio), que lo situarían entre las hembras, pero al tratarse de un individuo todavía en crecimiento, estos hubieran continuado creciendo en grosor, por lo que no es un dato válido para sexar a este animal. A continuación se detalla la fórmula dentaria del subadulto:

$$\text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{1-0-3-4}{1-?-3-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

- **Zona baja:** En esta zona existe una mezcla de individuos. Por una parte hay una hembra grande, sexada por el canino superior. Sin embargo las medidas de la maxila a la que pertenece el canino, su tercer incisivo superior, los dos cuartos premolares y los molares caen junto a los machos en longitud, aunque no tanto en anchura. En Kurtén (1955) se dice que las hembras tienen en proporción los molares más estrechos: se ha afirmado que los molares delgados son generalmente de hembras, y los anchos de machos (Ehrenberg, 1935).

Además de la maxila, también deben pertenecer a este individuo dos hemimandíbulas fragmentadas, sin embargo, el diámetro de sus caninos se sitúa en el límite inferior de los machos junto a las hembras (en la gráfica por sexos se ve que se acercan más a las hembras que a los machos). El cuarto premolar se sitúa también con los machos y el tercer molar no es tan claro, siendo de tamaño mediano en el conjunto de toda la muestra, aunque parece que este molar no tiene un carácter muy dimórfico, aunque sí que debe existir algún tipo de diferencia de tamaño entre sexos.

Si consideramos a la maxila y la mandíbula como procedentes de un mismo individuo, se sitúa en los límites de ambos sexos. Para unos caracteres cae con las hembras (diámetro transversal del canino superior), y para otros con los machos (diámetro transversal del canino inferior). El cuarto metatarsiano coincide con las hembras. Para la dentición inferior, el canino se sitúa dentro de los valores de macho de de Torres Pérez-Hidalgo (1984), sin embargo, en la gráfica parece que se agrupa más con las hembras. Las dos hemimandíbulas parecen pertenecer al mismo individuo porque tienen una morfología y tamaño similar. Los dos cuartos premolares de la mandíbula se colocan junto a los machos. Hay un tercer molar inferior medible, sin embargo este queda en el medio de la distribución por lo que no se podría asegurar un sexo claro. Podría suceder que las maxilas perteneciesen a una hembra, y la mandíbula a un macho, o que este individuo sea alofiso y que se sitúe en la zona de la distribución que coinciden ambos sexos.

En esta zona hay al menos dos individuos, ya que aparecen dos fragmentos proximales de dos ulnas derechas de diferente tamaño, una que podría ser de macho, y otra de hembra. De esta zona hay tres dataciones que no se solapan entre sí, lo que nos indica que debe de haber al menos tres individuos:  $7088 \pm 62$ ,  $7340 \pm 55$  y  $8039 \pm 58$ .

A continuación se incluye la fórmula dentaria de la maxila y la mandíbula como si se tratasen de un mismo individuo:

$$\text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{1-0-3-4}{1-0-0-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

- **Hueco de la estalagmita:** Es un germen de primer molar superior de tamaño grande que posiblemente hubiese correspondido a un macho.

Tabla 19. Pesos estimados de los osos de Pena Paleira.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
SIPA-106	Fémur - Circunferencia diáfisis	98,39	233,50	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	27,01	97,00	(Viranta, 1994)
SIPA-2	Fémur - Diáfisis	26,58	92,06	(Viranta, 1994)

En la Tabla 19 se han incluido los pesos estimados de los osos de Pena Paleira. SIPA-2 es el fémur de hembra datado en  $>40.000$ . Este peso denota que era un animal de tamaño equiparable a las hembras ibéricas actuales, sin embargo, como se ve con el otro individuo, es una estimación muy por abajo, quizás sea el peso mínimo. Por lo que si tenemos en cuenta los resultados para el fémur del subadulto (SIPA-106) quizás pudo haber alcanzado los 200 Kg. SIPA-106 al ser un individuo de 4-5 años, alcanzaría un tamaño mayor, ya que las diáfisis se engrosan con el crecimiento.

#### 4.3.4.9. Pozo La Veiga'l Retuertu

En la bibliografía consultada sobre esta cueva destacan que los restos encontrados han sido un cráneo, dos maxilares de oso y un hueso largo.

Por los caninos superiores se puede inferir que hay como mínimo un macho y una hembra. La hembra está representado por un cráneo, y su tamaño es medio. El cráneo está barnizado con barniz de muebles, y tiene un canino colocado procedente de otro individuo.

Hay 2 hemimandíbulas de tamaño grande que se sitúan junto al macho moderno de la Facultad de Veterinaria de León y que según el canino inferior es un macho. También serían de macho un húmero (datado en  $10404 \pm 81$  años calBP) con tamaño semejante al de Purruñal, aunque su diáfisis es menor.

Tabla 20. Pesos estimados de los osos de la Veiga'l Retuertu.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>PVR-012</b>	Long. cráneo	310,25	171,10	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>PVR-015</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	94,17	220,99	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	120,84	289,53	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	33,79	407,54	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	335,55	195,88	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	335,55	199,45	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	94,17	114,33	(Viranta, 1994)

En la Tabla 20 se encuentran los pesos estimados para los osos de esta cueva. Como ya se ha comentado, la longitud del cráneo da unos pesos coherentes, como en este caso unos 170 Kg para esta hembra (PVR-012). El peso del macho (húmero PVR-015) que se establecería alrededor de 200 Kg. Se trataría de un macho pequeño con respecto a los demás machos fósiles, y sensiblemente más grande que los actuales.

#### 4.3.4.10. Pozo Toneyo

La colección está compuesta por dos cráneos pertenecientes a dos machos de tamaño medio-grande con respecto a la colección ibérica de referencia. Uno de ellos con una datación de  $9831 \pm 82$  años CalBP, y el otro posiblemente también sea Holoceno.

Tabla 21. Pesos estimados de los osos de Pozo Toneyo.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>RT-001</b>	Long. cráneo	397,3	281,98	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>RT-002</b>	Long. cráneo	384,9	264,49	(Van Valkenburgh, 1990)

Según la estimación de pesos de la Tabla 21, estos dos machos estarían cada uno entre los 250-300 Kg.

#### 4.3.4.11. Pozo La Cigacha

En este yacimiento se encontraron un total de 42 piezas pertenecientes a dos esqueletos. La mayor parte pertenece al esqueleto uno (E1), y solamente las tibias, dos de las ulnas y un radio parecen pertenecer al esqueleto dos (E2).

Ambos esqueletos pertenecen a subadultos. Se observa la ausencia en muchos casos de epífisis, principalmente por carroñeo por otros animales, por lo que abundan las diáfisis. Hay marcas de punciones de caninos que podrían ser de oso (grandes, redondos) en una escápula. Del radio de E2 aparecieron la diáfisis con sus correspondientes epífisis todavía sin

fusionar. Según esto, el individuo E2 podría haber tenido unos 3 años ya que el radio no tiene ninguna epífisis fusionada (proximal: 3-4 años; distal: 6-8) (Weinstock, 2009). El individuo E1, presenta el acetábulo de la pelvis sin fusionar, lo cual ocurre entre los 4-5 años (Weinstock, 2009).

Las maxilas pertenecen a E1, y su medida lo sitúa o bien con las hembras grandes o con los machos de tamaño medio. Si tenemos en cuenta sólo los datos medidos en esta Tesis, se situaría con los machos. Teniendo en cuenta los datos de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) tiene esta posición ambigua. Al ser un individuo subadulto, el cráneo todavía seguirá creciendo algunos años más, por lo que por eso tiene este tamaño intermedio. El canino superior indica que es macho. Aunque no es un carácter muy definitorio, el segundo incisivo superior y el primer molar superior se sitúan junto a los machos. Ya en la dentición inferior, el tercer incisivo, de gran tamaño, y los dos cuartos premolares también entran dentro de la distribución de los machos.

Los dos individuos presentan una morfología y tamaño similar a simple vista, aunque tienen edades diferentes. Sus dataciones no se solapan ( $8265 \pm 52$  y  $7619 \pm 30$  años calBP).

**Tabla 22. Pesos estimados de los osos de La Cigacha.**

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>E1</b>				
<b>CGLL-047</b>	Fémur - Circunferencia diáfisis	86,77	161,04	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	24,16	67,44	(Viranta, 1994)
<b>CGLL-001</b>	Área M-1	290,22	134,87	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	24,45	87,15	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>CGLL-011</b>	Área M-1	274,48	132,29	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	23,93	86,23	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>CGLL-048</b>	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	101,35	181,82	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	26,82	117,33	(Viranta, 1994)
<b>CGLL-049</b>	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	100,43	177,49	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	25,67	92,64	(Viranta, 1994)
<b>E2</b>				
<b>CGLL-043</b>	Radio - Sup. dist. art	37,31	252,07	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	261,45	87,03	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	40,76	214,63	(Viranta, 1994)

En la Tabla 22 se hallan los pesos estimados para estos dos individuos. E1 es un macho subadulto de unos 4-5 años. Su peso podría haber estado entre los 130-180 Kg. E2 otro subadulto, en este caso de unos 3 años. Parece que de haber continuado creciendo, podría haber alcanzado un peso de más de 200 Kg.

#### 4.3.4.12. Purruñal

Se trata de un único individuo senil. Los caninos superiores e inferiores lo sexan como macho. El cráneo aunque no está completo, arroja unas medidas que lo sitúan junto a los

machos grandes. En comparación con otros machos, es de tamaño medio. En cuanto al primer molar este es de tamaño pequeño en comparación con otros machos, pero más grande que el de las hembras. Para los huesos largos entra claramente en la distribución de machos, sin embargo, es de tamaño mediano-pequeño. Al compararlo con el macho de La Canal Fuerte que tiene los huesos más largos, los diámetros son menores. Está datado en  $8641 \pm 122$  años cal BP.

**Tabla 23. Pesos estimados del oso de Purruñal.**

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>Pur-Lu-16</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	101,54	287,22	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	125,75	321,69	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	38,18	787,22	(Viranta, 1994)
	Húmero - Diáfisis	38,18	787,22	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	334,5	192,87	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	334,5	192,87	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	334,5	197,16	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	101,54	149,06	(Viranta, 1994)
	Húmero - Sup. dist. art	101,54	149,06	(Viranta, 1994)
<b>Pur-Lu-19</b>	Radio - Sup. dist. art	41,79	390,06	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	306,50	139,54	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	43,74	256,22	(Viranta, 1994)
<b>Pur-Lu-20</b>	Radio - Sup. dist. art	44,61	501,55	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	303,00	134,86	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	43,56	253,58	(Viranta, 1994)
<b>Pur-Lu-21</b>	Fémur - Circunferencia diáfisis	115	370,29	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	31,13	154,09	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	417,5	262,10	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	417,5	220,89	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	86,66	4337,99	(Viranta, 1994)
<b>Pur-Lu-22</b>	Fémur - Circunferencia diáfisis	115,95	379,41	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	31,47	159,64	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	417	260,64	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	417	220,05	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	85,97	4226,40	(Viranta, 1994)
<b>Pur-Lu-51</b>	Área M-1	297,43	134,33	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	24,34	86,96	(Van Valkenburgh, 1990)

Los pesos estimados de este oso (Tabla 23) indican que pudo alcanzar unos 300 Kg, sin embargo la mayor parte de aproximaciones lo sitúan en los 200-250 Kg.

#### 4.3.4.13. Saballeiros

Sólo consta de un cuarto premolar superior de tamaño medio grande. Quizás pudo pertenecer a un macho.

#### 4.3.4.15. La Sima de los Osos de Somiedo

De Somiedo se han medido dos cráneos pertenecientes a dos hembras de tamaño medio-grande. Por el canino inferior y el cuarto premolar inferior, se puede inferir que hay tres hembras de tamaño medio y un macho de talla medio-grande.

En los terceros y cuartos metatarsianos nos encontramos algo diferente, ya que hay una hembra claramente, un individuo dudoso (posiblemente hembra) y dos machos, uno de ellos gran tamaño.

El problema al que nos hemos enfrentado con esto, es que el yacimiento tenía muchos más individuos de los que se conservaban en la colección.

Tabla 24. Pesos estimados de los osos de Somiedo.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>Hembras</b>				
<b>1996-SH5-001</b>	Radio - Sup. dist. art	32,76	152,78	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	292,40	121,33	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	35,34	150,02	(Viranta, 1994)
<b>SH5-97-AD26-001</b>	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	92,59	143,15	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	27,12	124,58	(Viranta, 1994)
<b>SH5-97-AO34-38</b>	Área M-1	239,89	123,22	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	22,11	82,96	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>SH5-97-N19-4</b>	Área M-1	260,05	130,00	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	23,47	85,42	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>SH5-97-N20-2</b>	Long. cráneo	333,7	198,23	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>SH5-97-T29-26</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	84,13	149,29	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	96,94	161,64	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	26,01	99,45	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	319,9	154,78	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	319,9	167,29	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	84,13	76,88	(Viranta, 1994)
<b>SH5-97-T29-35</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	85,09	155,30	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	96,14	158,13	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	26,68	114,06	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	321,65	159,00	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	321,65	170,68	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	85,09	80,02	(Viranta, 1994)
<b>SH5-97-T29-58</b>	Fémur - Circunferencia diáfisis	85,32	153,22	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	22,89	56,55	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	380,6	170,13	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	380,6	164,52	(Christiansen, 1999)

	Fémur - Sup. dist. art	66,18	1801,23	(Viranta, 1994)
SH5-97-U29-6	Área M-1	249,85	127,06	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	22,88	84,36	(Van Valkenburgh, 1990)
SH5-97-V28-001	Radio - Sup. dist. art	31,50	131,37	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	290,95	119,55	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	35,46	151,30	(Viranta, 1994)
SH5-98-S28-096	Fémur - Circunferencia diáfisis	98,92	237,24	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	26,93	96,07	(Viranta, 1994)
	Fémur - Sup. dist. art	82,33	3670,45	(Viranta, 1994)
SH5-98-S29-011	Radio - Sup. dist. art	31,75	135,43	(Viranta, 1994)
SH5-98-T30-008	Fémur - Circunferencia diáfisis	95,9	216,46	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	25,94	85,02	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	355,85	124,28	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	355,85	132,81	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	58,6	1211,56	(Viranta, 1994)
SH5-98-U30-001	Long. cráneo	315,85	177,40	Van Valkenburgh
SH5-98-U30-012	Radio - Sup. dist. art	37,54	258,11	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	291,10	119,73	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	37,33	172,13	(Viranta, 1994)
<b>Machos</b>				
SH5-98-V29-7	Área M-1	326,25	135,91	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	24,66	87,51	(Van Valkenburgh, 1990)
SH5-98-S30-6	Área M-1	332,58	139,22	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	25,33	88,67	(Van Valkenburgh, 1990)
SH5-97-T28-12	Fémur - Circunferencia diáfisis	106,3	293,46	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	27,58	103,83	(Viranta, 1994)
SH5-98-S28-035	Radio - Sup. dist. art	44,01	476,07	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	320,55	159,41	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	44,45	266,78	(Viranta, 1994)
SH5-98-S28-095	Húmero – Ancho epífisis distal	110,16	381,35	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	120,63	288,20	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	32,97	356,99	(Viranta, 1994)
	Húmero - Sup. dist. art	110,16	198,57	(Viranta, 1994)

Hay una mezcla de individuos por lo que no los podremos diferenciar, sin embargo en su mayoría son hembras y hay un macho como mínimo.

La longitud del cráneo da una aproximación al peso real bastante sensata. En este caso los dos cráneos son de hembra y estarían entre los 170-200 Kg. Para el resto de huesos, las hembras más pequeñas parece que se sitúan entre los 100-150 Kg, y el resto entre los 150-200 Kg. Los machos pesarían entre 250-350 Kg.



#### 4.3.4.16. Sumio de Casares

Los restos de oso pardo de esta cueva son solamente un fragmento de cráneo, otro de maxila y un canino superior. Gracias al canino se ha podido sexar y se ha visto que pertenece a una hembra. Estos restos están datados en  $30833 \pm 381$  calBP.

Quizás por su diferente origen, como se discutirá más adelante en el capítulo 6, la forma de sus molares puede ser algo diferente. Se observa en las gráficas que su segundo molar superior se sitúa junto a los machos en cuanto a anchura.

#### 4.3.4.17. Tarelo

El número mínimo de individuos de esta cueva es de 3 ya que hay 3 escápulas izquierdas. También en número de 3 aparecen los caninos inferiores izquierdos, que sexan a los individuos en dos hembras y un macho. Dos mandíbulas izquierdas, TA-109 y TA-192, que se sexan como hembras por el canino, tiene un primer molar que se sitúa en el medio de la distribución de los machos.

La tibia Ta-Lu-a-38 pertenece a un macho subadulto. Se sitúa con los machos por la longitud, y en la diáfisis con las hembras (por lo que se ve que es subadulto además de por la diáfisis no fusionada). La epífisis proximal de la tibia se fusiona entre los 6-8 años, y la distal entre los 5-7 (Weinstock, 2009). Como sólo tiene fusionada la distal, podemos afirmar que el individuo tenía cuando murió entre 7 y 8 años. No podremos reconocer otros huesos de este individuo de los que solo se conserven diáfisis, ya que sus dimensiones caerán dentro del grupo de las hembras, aunque de todas formas no se han encontrado más epífisis sueltas. TA-117 es una diáfisis de un húmero que quizás podría pertenecer a este individuo.

Se ha hecho dos dataciones,  $8274 \pm 86$  calBP y  $8461 \pm 44$  calBP que no se pueden relacionar directamente con ningún individuo en concreto.

**Tabla 25. Pesos estimados de los osos de Tarelo.**

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>Macho</b>				
<b>TA-117</b>	Húmero - Diáfisis	33,23	372,43	(Viranta, 1994)
<b>Hembra</b>				
<b>TA-109</b>	Área M-1	286,44	131,99	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	23,87	86,13	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>TA-192</b>	Área M-1	286,66	131,40	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	23,75	85,92	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>TA-194</b>	Área M-1	287,04	132,04	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	23,88	86,15	(Van Valkenburgh, 1990)

				1990)
<b>TA-Lu-c-2</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	87,65	172,17	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	30,24	224,05	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	307,8	127,99	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	307,8	145,15	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	87,65	88,82	(Viranta, 1994)
<b>TA-Lu-c-3</b>	Húmero – Ancho epífisis distal	86,5	164,44	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	30,03	215,79	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	310,65	133,94	(Viranta, 1994)
	Húmero – Long.	310,65	150,16	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Sup. dist. art	86,5	84,78	(Viranta, 1994)
<b>TA-Lu-c-5</b>	Radio - Sup. dist. art	37,86	266,68	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	276,05	102,27	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	37,21	170,75	(Viranta, 1994)
<b>TA-Lu-c-6</b>	Radio - Sup. dist. art	38,31	279,09	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	274,85	100,95	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	37,18	170,40	(Viranta, 1994)
<b>TA-Lu-c-7</b>	Fémur - Diáfisis	24,61	71,62	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	367,1	143,73	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	367,1	146,65	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	77,77	3048,23	(Viranta, 1994)
<b>TA-Lu-c-8</b>	Fémur - Diáfisis	25,39	79,29	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	364,3	138,68	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	364,3	143,12	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	75,74	2796,41	(Viranta, 1994)

Según estos resultados, el macho subadulto pesaría más de 350 Kg. El resto de individuos, que son hembras, rondarían los 130-200 Kg. Las formulas dentarias serían las siguientes:

$$\text{TA-109: } \text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{?-?-?-4}{1-0-3-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

$$\text{TA-192: } \text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{?-?-?-4}{1-0-0-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

#### 4.3.4.18. Osos actuales

##### Hembras:

- Cráneos 1 y 2: los dos cráneos y sus medidas se sitúan en la zona inferior de la distribución de las hembras, y en general, para el oso pardo ibérico. Su aspecto tiene morfología juvenil, ya que carecen de cresta sagital, aunque su dentición indica que son adultas.

Estas dos hembras son de menor tamaño que los fósiles. Según la Tabla 26, su peso rondaría los 120 Kg. En la Tabla 27 podemos ver los pesos de los osos pardos del S. XX en la Península Ibérica. Los pesos de los osos cantábricos son menores que los de Pirineos, y estas hembras entrarían dentro de la variación. Seguramente estos 120 Kg sea el peso máximo de esos animales.

Tabla 26. Pesos estimados de las osas actuales medidas en esta Tesis.

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>Cráneo 001</b>	Long. cráneo	262	121,61	(Van Valkenburgh, 1990)
<b>Cráneo 002</b>	Long. cráneo	267,4	126,73	(Van Valkenburgh, 1990)

Tabla 27. Pesos de osos pardos del S. XX de la Península Ibérica.

Población	Fechas	N	Media	Peso mín.	Peso máx.	Bibliografía
<b>Pirineos</b>	1911-1948	9	118,1	75	245	(Couturier, 1954)
<b>Cordillera Cantábrica</b>	1957-1965	15	85,4	53	140	(Notario, 1964)

- Pirineos: es un cráneo de un individuo de aproximadamente 1 año. No se conocía su sexo previamente, sin embargo el único canino que se ha podido medir, el inferior, lo sitúa como una hembra. Su peso estimado podría asemejarse al de una hembra actual. coincide con el de otros animales más grandes, como no parece Su fórmula dentaria es la siguiente:

$$\text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{1-0-3-4}{1-0-0-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

Tabla 28. Peso estimado de la osezna de Civis (Pirineos).

Sigla	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
<b>MZB 82-7005</b>	Long. M-1	21,67	82,14	(Van Valkenburgh, 1990)

## Machos

Salvo para los caracteres más dimórficos, siempre se colocan con las hembras en cuanto a sus medidas. Para los caracteres como la anchura de los caninos o longitud y anchura del cráneo se sitúan con los machos, sin embargo lo hacen generalmente en el límite inferior de la distribución. Las pelvis son menos robustas que las de los otros machos, y de tamaños similares a hembras. Con respecto a otros individuos cantábricos actuales, estos dos machos serían de gran tamaño (Juan Francisco García Marín, *com. pers.*).

- Montado: El aspecto del individuo es el de tener una cabeza más corta que la de los osos pardos fósiles. La longitud del cráneo se sitúa en el límite inferior de la distribución de machos, aunque no así la anchura del cráneo que es media, es decir, tiene un cráneo más bien corto. Con la mandíbula lo que sucede es que también está en el límite inferior de los machos en cuanto a longitud, y sin embargo tiene una altura total mayor que la de los fósiles. Sus molares son más cortos, algo que ya se apreciaba a simple vista. El primer molar superior es un ejemplo de que siendo un molar más corto que los de otros machos, y de un tamaño comparable al de hembras, conserva la anchura de macho, siendo incluso en proporción más ancho que los demás. Sucede lo mismo con el primer molar inferior. Aunque las medidas con las que se le puede comparar son escasas, el atlas de este animal es grande en comparación. El axis sin embargo es de tamaño medio. La fórmula dentaria de este oso sería la siguiente:

$$\text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{1-0-3-4}{1-0-0-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

- El Cuervo: de este individuo se conserva todo el esqueleto excepto el cráneo y la extremidad superior izquierda, el atlas y el axis. En general las medidas de este esqueleto lo agruparían con las hembras, aunque se sexó en vida como macho.
- Quirós: de este individuo solo se pudieron tomar unas medidas generales de tamaño debido a que se tuvo acceso al animal en la mesa de necropsias. El tamaño de sus caninos corresponderían con una hembra pequeña, incluso más que las dos hembras actuales. Este oso presentaba criptorquidia, es decir, uno de los testículos no le habían bajado. Quizás esto le provocase algún tipo de problema hormonal o de desarrollo que le provocasen tener tamaño de hembra incluso para caracteres claramente dimórficos. Su fórmula dentaria es la siguiente:

$$\text{Fórmula dentaria} = I: \frac{1-2-3}{1-2-3}; C: \frac{1}{1}; P: \frac{1-2-3-4}{1-0-0-4}; M: \frac{1-2}{1-2-3}$$

Tabla 29. Pesos estimados de los osos pardos machos actuales medidos en esta Tesis.

Individuo	Medida (tipo)	Medida (mm)	Peso (Kg)	Bibliografía
Montado	Long. cráneo	349,25	217,34	(Viranta, 1994)
	Área M-1	307,33	130,40	(Legendre & Roth, 1988)
	Long. M-1	23,55	85,56	(Van Valkenburgh, 1990)
	Área M-1	291,95	129,90	(Van Valkenburgh, 1990)
	Long. M-1	23,45	85,38	(Van Valkenburgh, 1990)
	Húmero - Diáfisis	31,01	256,56	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	317	147,99	(Viranta, 1994)
	Húmero - Sup. dist. art	87,09	86,83	(Viranta, 1994)
	Húmero - Ancho epífisis distal	87,09	168,37	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	117,38	268,11	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Long.	317	161,77	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Diáfisis	31,99	303,41	(Viranta, 1994)
	Húmero - Long.	314,75	142,88	(Viranta, 1994)
	Húmero - Sup. dist. art	90,87	100,84	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Ancho epífisis distal	90,87	195,19	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	118,25	273,40	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Long.	314,75	157,58	(Legendre & Roth, 1988)
	Fémur - Circunferencia diáfisis	97,83	229,59	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	25,47	80,10	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	371,75	152,43	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	371,75	152,64	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	76,91	2939,71	(Viranta, 1994)
	Fémur - Circunferencia diáfisis	93,6	201,47	(Viranta, 1994)
	Fémur - Diáfisis	25,7	82,49	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	371,1	151,19	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Long.	371,1	151,80	(Viranta, 1994)
	Fémur - Sup. dist. art	76,77	2922,30	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. dist. art	32,73	152,24	(Viranta, 1994)
	Radio - Long.	275,20	101,33	(Viranta, 1994)
	Radio - Sup. prox. Art	33,67	132,86	(Christiansen, 1999)
Cuervo	Fémur - Circunferencia diáfisis	100,15	246,06	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	28,43	114,63	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	358,05	127,91	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	358,05	135,44	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	73,62	2549,21	(Viranta, 1994)
	Fémur - Circunferencia diáfisis	99,34	240,23	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Diáfisis	27,67	104,94	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	355,9	124,37	(Viranta, 1994)
	Fémur - Long.	355,9	132,87	(Christiansen, 1999)
	Fémur - Sup. dist. art	74,68	2670,83	(Viranta, 1994)
	Húmero - Ancho epífisis distal	89,06	182,00	(Christiansen, 1999)
	Húmero - Circunferencia mínima diáfisis	110,39	227,92	(Christiansen, 1999)

Húmero - Diáfisis	32,08	308,04	(Viranta, 1994)
Húmero - Long.	301,3	115,20	(Viranta, 1994)
Húmero - Long.	301,3	134,18	(Christiansen, 1999)
Húmero - Sup. dist. art	89,06	93,95	(Viranta, 1994)
Radio - Long.	274,00	100,03	(Viranta, 1994)
Radio - Sup. prox. Art	34,21	138,27	(Viranta, 1994)

Sabemos que Cuervo en el momento de su muerte pesaba alrededor de los 150-200 Kg, y por las medidas, el oso montado es un poco más grande. Las estimaciones de su peso (Tabla 29) rondan los 100-130 Kg, llegando como mucho hasta cerca de los 200, lo que significaría que estos métodos se acercan a la realidad. Para el oso montado el cráneo arroja un peso de 217 Kg, lo que pudo haber sido su peso máximo. El resto de medidas lo sitúan en los 150-200 Kg.

#### 4.4. Conclusiones

Se han medido en total 1095 piezas óseas. 799 de ellas de un número mínimo de individuos fósiles de 37 de un total de 16 cuevas del NW de la Península Ibérica. En la Tabla 30 se encuentra un resumen de estos datos. Se han medido un total 296 piezas óseas de 6 individuos actuales.

Los individuos fósiles no difieren de la población ibérica extraída de la bibliografía.

El cráneo de Arcoia, el más antiguo, y el cráneo de Gonzalo Palomar, el más moderno, presentan morfología opuesta: el de Arcoia es achatado y largo, y el de Gonzalo Palomar corto y alto.

5 de los individuos fósiles eran subadultos. Se calculó su edad en base a la fusión de sus epífisis. Del resto de individuos adultos (32), sólo uno era senil.

Los osos pardos actuales de la Península Ibérica, representados por los aquí medidos, son más pequeños que los osos fósiles, aunque siguen conservando dimorfismo sexual. Los machos se sitúan, para caracteres dimórficos, en la parte más baja de la distribución de machos, mientras que para otros caracteres se sitúan junto a las hembras fósiles. Las hembras actuales son las más pequeñas de la muestra. En general, la distribución de osos actuales se encuentra desplazada hacia tamaños menores con respecto a la de los fósiles.

El oso de Quirós, presentaba caracteres métricos de hembra, aunque su aparato reproductor era de macho, sin embargo uno de sus testículos no había descendido a la edad de 3 años.

**Tabla 30. Tabla resumen de los osos estudiados en este Capítulo.**

Cueva	Sexo	Tamaño	Edad	Datación (calBP)	
A Valiña	♂♂ ♀♀ +		adulto	Pleistoceno	
Arcoia	♂ ♂	pequeño grande	adulto adulto	36093 ± 1065 >40000	
Cincho de Valdejorada	♂ ¿?	grande ---	adulto adulto	--- ---	
Cuetu Blanco	♂	grande	subadulto (1-2 años)	9703±82	
O Eixe	♀	mediana	adulta	9065 ± 37	
Gonzalo Palomar	♀ ♀ +	mediana ---	adulta adulta	2442±61 ---	
La Canal Fuerte	♂ ♂ ♀ +	grande pequeño mediana	adulto adulto adulto	macho grande: 10216 ± 28 Alguno de los otros dos individuos: 9394 ± 58	
Pena Paleira	Alta	♀	pequeña	adulto	7341 ± 55
	Media	♂ ♀	---	subadulto (4-5 años) ---	7468 ± 31 >40000
		Baja	♀ ♂	grande ---	adulto adulto
	Burato	♂	grande	juvenil	
Pozo La Veiga'l Retuertu	♂ ♀	mediano mediana	Adulto adulta	10404 ± 81 ---	
Pozo Toneyo	♂ ♂	mediano mediano	adulto adulto	9831 ± 82 ---	
Pozu La Cigacha	♂ ¿?	---	subadulto (4-5 años) subadulto (3 años)	8265 ± 52 y 7619 ± 30	
Purruñal	♂	mediano	adulto senil	8641 ± 122	
Saballeiros	♂?	---	adulto	---	
Sima de los Osos de Somiedo	♀ ♀ ♀ ♂	mediana mediana mediana mediano	adulta adulta adulta adulto	4648 ± 134, 4836 ± 15, 7924 ± 41, 9681 ± 74 macho: 10105 ± 110	
Sumio de Casares	♀	---	adulta	30833 ± 381	
Tarelo	♀ ♀ +	mediana mediana	adulta adulta	8274 ± 86	
	♂	mediano	subadulto (7-8 años)		

## 4.5. Bibliografía

- Albizuri S. & Maroto J. (2008) Restos de oso pardo en estructuras de la Edad del Hierro del yacimiento de Can Roqueta/Can Revella (Vallès Occidental). *Munibe*, **59**, 187–197.
- Altuna J. (1973) Hallazgos de Oso Pardo (*Ursus arctos*, Mammalia) en cuevas del País Vasco. *Munibe*, **XXV**, 121–170.
- Baryshnikov G.F., Mano T., & Masuda R. (2004) Taxonomic differentiation of *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) from south Okhotsk Sea islands on the basis of morphometrical analysis of skull and teeth. *Russian Journal of Theriology*, **3**, 77–88.
- Cardoso J.L. (1993) *Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Plistocénico Superior de Portugal*. Câmara Municipal de Oeiras, Sintra.
- Castaños P. (1980) La macrofauna de la cueva de La Paloma (Pleistoceno terminal de Asturias). *La Cueva de La Paloma. Soto de Las Regueras. (Asturias)* (ed. by M. Hoyos Gómez, M.I. Martínez Navarrete, T. Chapa Brunet, P. Castaños, and F.B. Sanchíz), pp. 65–100. Ministerio de Cultura,
- Chestin I.E. & Mikeschina N.G. (1998) Variation in Skull Morphology of Brown Bears (*Ursus arctos*) from Caucasus. *Journal of Mammalogy*, **79**, 118–130.
- Christiansen P. (1999) What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae)? *Annales Zoologici Fennici*, **36**, 93–102.
- Couturier M.A.J. (1954) *L'Ours Brun. Ursus Arctos L.* Grenoble.
- Dittrich L. (1960) Milchgebißentwicklung und Zahnwechsel beim Braunbären (*Ursus arctos* L.) und anderen Ursiden (Dissertation). *Morphologisches Jahrbuch*, **101**, 1–141.
- Ehrenberg K. (1935) Die Pleistozänen Bären Belgiens. Teil II: Die Bären vom «Trou du Sureau» (Montaigle). *Mémoires du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*, **71**, 1–97.
- Farkaš V., Gomerčić T., Sindičić M., Slijepčević V., Huber Đ., Frković A., & Modrić S. (2009) Kranio metrijska analiza i utvrđivanje spolnog dimorfizma u smeđeg medvjeda (*Ursus arctos* L.) u Hrvatskoj. *Journal of Forestry Society of Croatia*, **133**, 527–537.
- Fernández Rodríguez C. (2010) Análisis de un esqueleto de oso pardo (*Ursus arctos* L.) hallado en la cueva de la Braña-Arintero. *Los hombres mesolíticos de la Braña-Arintero (Valdelugeros, León)* (ed. by J.M. Vidal Encinas and M.E. Prada Marcos), pp. 146–157. Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo,
- Grandal-d'Anglade A. & Vidal Romaní J.R. (1991) Macromamíferos del Pleistoceno Superior de Galicia (NW de la Península Ibérica). *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **16**, 7–22.
- Hall E.R. (1984) *Geographic Variation Among Brown and Grizzly Bears (Ursus Arctos) in North America*. Museum of Natural History, University of Kansas. Special Publication N° 13, Lawrence.



- Hilderbrand G. V, Schwartz C.C., Robbins C.T., Jacoby M.E., Hanley T. a., Arthur S.M., & Servheen C. (1999) The importance of meat, particularly salmon, to body size, population productivity, and conservation of North American brown bears. *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 132–138.
- Jakubiec Z. (1993) *Ursus arctos* Linnaeus, 1758. *Handbuch der Säugetiere Europas* (ed. by J. Niethammer and F. Krapp), pp. 254–300. Band 5/IAula-Verlag, Wiesbaden.
- Kingsley M.C.S., Nagy J.A., & Reynolds H. V (1988) Growth in length and weight of northern brown bears: differences between sexes and populations. *Canadian Journal of Zoology*, **66**, 981–986.
- Kingsley M.C.S., Nagy J.A., & Russell R.H. (1983) Patterns of weight gain and loss for grizzly bears in northern Canada. *International Conference Bear Reserch and Management*, **4**, 174–178.
- Kojola I. & Laitala H.-M. (2001) Body size variation of brown bear in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, **38**, 173–178.
- Korablev P.N., Chapman E., Pazhetnov V.S., & Bologov V. V (2000) Odontological characteristics of European brown bears from the Central Forest Biosphere Nature Reserve. *Russian Journal of Ecology*, **31**, 198–202.
- Kurtén B. (1955) Sex dimorphism and size trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosenmüller and Heinroth. *Acta Zoologica Fennica*, **90**, 1–48.
- Kurtén B. (1965) The Carnivora of the Palestine caves. *Acta Zoologica Fennica*, **107**, 1–74.
- Legendre S. & Roth C. (1988) Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology*, **1**, 85–98.
- Martínez-Sánchez R.M., López-García J.M., Alcalá-Ortíz A., Blain H.-A., Rabal-Garcés R., Bretones-García M.D., Rodríguez-Vidal J., & Martínez-Aguirre A. (2012) Bears and Hyenas from the Latest Pleistocene of Southern Iberia: Sima de Abraham, Priego de Córdoba, Andalusia. *Journal of Taphonomy*, **10**, 545–559.
- Mihaylov R., Dimitrov R., Raichev E., Kostov D., Stamatova-Yiovcheva D., Zlatanova D., & Bivolarski B. (2013) Morphometrical features of the head skeleton in brown bear (*Ursus arctos*) in Bulgaria. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, **19**, 331–337.
- Notario R. (1964) *El oso pardo en España*. Ministerio de Agricultura, Madrid.
- Pinto Llona A.C. (1999) La Sima de los Osos de Somiedo (Asturias): Campañas de excavacion de 1997 y 1998. *Excavaciones Arqueológicas en Astiurias: 1995-1998* pp. 25–29. Consejería de Cultura del Principado de Asturias,
- Rodríguez C., Naves J., Ferández-Gil A., Obeso J.R., & Delibes M. (2007) Long-term trends in food habits of a relict brown bear population in northern Spain: the influence of climate and local factors. *Environmental Conservation*, **34**, 36–44.

- Sepsi A. & Kohl I. (1997) *A kárpáti barna medvéről*. Az Erdélyi Múzeum-Egyesület Kiadása, Kolozsvár.
- Spasov N. (1997) Evidences for a late Pleistocene isolation and a separate taxonomic status of the Mediterranean brown bear and the conservation value of the Balkan bear population. *Historia Naturalis Bulgarica*, **7**, 109–113.
- Swenson J.E., Adamic M., Huber D., & Stokke S. (2007) Brown bear body mass and growth in northern and southern Europe. *Oecologia*, **153**, 37–47.
- De Torres Pérez-Hidalgo T.J. (1984) *Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas,
- Tsoukala E. & Grandal-d'Anglade A. (2002) Systeme de mesures sur le squelette d'ursidae. 265–287.
- Van Valkenburgh B. (1990) Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. *Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications* (ed. by J. Damuth and B.J. MacFadden), pp. 181–205. Cambridge University Press, Cambridge.
- Villaluenga A. (2011) Sima de Illobi (Aralar, Navarra) yacimiento de oso pardo (*U. arctos* Linnaeus, 1758). Estudio taxonómico y tafonómico. *Munibe*, **62**, 145–174.
- Villaluenga A. (2015) Restos esqueléticos de osos (*Ursus arctos* y *Ursus spelaeus*) en el oriente de la Región Cantábrica. Distribución geográfica y análisis biométrico. *Munibe*, **66**, .
- Viranta S. (1994) Limb bone proportions and body mass of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Historical Biology*, **7**, 239–250.
- Weinstock J. (2009) Epiphyseal Fusion in Brown Bears : A Population Study of Grizzlies (*Ursus arctos horribilis*) from Montana and Wyoming. *International Journal of Osteoarchaeology*, **19**, 416–423.
- Zedrosser A., Dahle B., & Swenson J.E. (2006) Population density and food conditions determine adult female body size in brown bears. *Journal of Mammalogy*, **87**, 510–518.

## CAPÍTULO 5

# ESTUDIO DE LA EVOLUCIÓN DE LA DIETA DEL OSO PARDO MEDIANTE ISÓTOPOS ESTABLES



## **5. 1. Introducción**

### **5.1.1. Aproximaciones a la dieta de animales extintos**

Para conocer las dietas de los animales actuales, los métodos más comunes son la observación directa, el análisis de heces o de contenidos estomacales. Esto no es tan sencillo si lo aplicamos en animales fósiles. Excepcionalmente sí que se pueden analizar heces o contenidos estomacales, restos de alimentos en madrigueras/cubiles, pero no suele ser la norma. Es por esto que se estudian las morfologías de los cráneos y dientes de animales fósiles y se comparan con animales de dietas conocidas.

La dieta de los osos pardos fósiles estudiados en esta tesis se podría pensar simplemente que es la misma que la de los osos que ocupan hoy en día la Cordillera Cantábrica. Sin embargo, también se podría pensar que la influencia antrópica en el ecosistema podría hacer que esta dieta difiera. Además los distintos cambios climáticos a lo largo del Pleistoceno podrían haber causado diferencias en la dieta al igual que hoy difiere entre los osos pardos del norte y los del sur, siendo más carnívoros los primeros (Vulla *et al.*, 2009).

La forma clásica de aproximarse a la dieta de animales fósiles es analizando la morfología de la dentición y del cráneo. En este caso, la de los osos fósiles estudiados en esta tesis con respecto a los osos cantábricos actuales y a los de otras poblaciones es prácticamente la misma, y como mucho difieren en tamaño, algo que en principio no debería afectar a la dieta, aunque sí podría ser consecuencia de un mayor o menor carnivorismo.

En el caso del oso de las cavernas, se ha determinado que era un animal herbívoro ya que cuenta con una morfología de cráneo diferente que provoca un tipo de mordida distinta (Mazza *et al.*, 1995; Grandal-d'Anglade, 2010), unos molares más anchos y con mayor número de cúspides (Grandal-d'Anglade & López-González, 2005), lo que lo protege más del desgaste debido a los fitolitos de las plantas. Este desgaste microscópico producido por los alimentos también se utiliza para indagar en la dieta de animales fósiles, comparándola con animales actuales ecológicamente similares (Christensen, 2014).

La base de la técnica de análisis de microdesgaste bajo el microscopio electrónico de barrido (M.E.B) es que muchos abrasivos asociados a la dieta dejan marcas microscópicas en los dientes, y los distintos modelos de microdesgaste dental documentados reflejan los comportamientos que los causaron (Pinto Llona *et al.*, 2005). Muchos de estos estudios se han centrado en los molares ya que permite inferir los movimientos de la mandíbula y la dieta (Pinto Llona *et al.*, 2005). Así se han descrito diferencias dietarias y/o etológicas, como por ejemplo: ramoneo *versus* pastoreo (Walker, 1981), fitofagia en medio abierto *versus* fitofagia en bosque (Walker, 1980), desgaste dental por procesamiento de alimentos *versus* desgaste dental sin intervención de alimentos (Teaford & Walker, 1983a, 1983b) y dieta de vertebrados *versus* dieta de invertebrados (Taylor & Hannam, 1987).

Son pocos los trabajos que se han centrado en úrsidos (Pinto Llona & Andrews, 2001; Pinto Llona *et al.*, 2005; Pinto Llona, 2006, 2013; Peigné *et al.*, 2009; Donohue *et al.*, 2013; Münzel *et al.*, 2014). Algunas conclusiones destacables son por ejemplo las de los trabajos de Pinto Llona en donde concluye que la dieta de pardos y cavernarios del norte de la Península Ibérica sería distinta. Los osos de las cavernas no comerían tubérculos, mientras que los pardos de la misma zona sí, al igual que los que habitan la Cordillera Cantábrica hoy en día. El esmalte de los osos cavernarios está pulido, y el de los pardos ha sufrido mayores agresiones ya desde temprana edad. Además se ha detectado que los osos de las cavernas podrían comer habitualmente hueso ya que algunas de las marcas de sus molares se parecen a las de animales que sí lo hacen. Esto concordaría con las marcas de dientes de osos de las cavernas que aparecen en los yacimientos (Pinto Llona *et al.*, 2005; Pérez-Rama *et al.*, 2010; Rabal-Garcés *et al.*, 2011). Algunos de los osos pardos de estos trabajos de Pinto Llona se han estudiado en esta tesis y en este capítulo. En Münzel *et al.* (2014), llegan a poder diferenciar osos pardos más herbívoros de los más carnívoros, apoyándose también en la técnica de isótopos estables, que es la que usaremos en este trabajo para deducir la dieta de los osos pardos fósiles del norte de la Península Ibérica.

### 5.1.2. La dieta del oso pardo actual

La familia Ursidae, a la que pertenece el oso pardo (*Ursus arctos* Linnaeus 1758) se sitúa en el orden Carnivora, pero a excepción del hipercarnívoro oso polar (*Ursus maritimus*), los osos son principalmente omnívoros. En concreto el oso pardo es una especie con una gran plasticidad en cuanto a sus hábitos alimenticios. Su dieta incluye plantas, setas, miel, insectos (hormigas, abejas y avispas), oligoquetos, micromamíferos, ungulados y pescado, especialmente salmónidos anándromos e incluso suelo (geofagia) o hueso (osteofagia) (Couturier, 1954; Clevenger, 1991; Parde & Camarra, 1992; Mattson, 1997, 2001, 2002; Mattson *et al.*, 2002b; Hilderbrand *et al.*, 1999a, 1999b; Mattson *et al.*, 1999, 2002a; Nomura & Higashi, 2000; Gende *et al.*, 2001; Wald, 2011) pero sus hábitos alimenticios dependen de la disponibilidad de la comida y de la compensación impuesta por las restricciones nutricionales y energéticas (Welch *et al.*, 1997; Rode & Robbins, 2000). Aunque existen variaciones según las regiones, en general, la materia vegetal puede formar hasta el 80% de la dieta, siendo la materia animal el 20% restante (Pinto Llona *et al.*, 2005). El oso pardo depende y se aprovecha de los cambios estacionales en cuanto a la provisión de alimento. Entre los meses de julio/agosto a noviembre, el oso se caracteriza por un gran apetito y alto consumo de nutrientes (hiperfagia) para acumular reservas de cara al período de hibernación. Es una época en la que el oso es muy sensible a los cambios en la disponibilidad de los alimentos debido a sus altos requerimientos energéticos y esencialmente frugívoros durante la hiperfagia (Welch *et al.*, 1997).

La hibernación es un período de duración variable durante el cual el oso no ingiere agua ni alimentos, ni tampoco orina o defeca. Sin embargo su metabolismo no se ralentiza (Hissa, 1997). La energía se obtiene a partir de las grasas acumuladas y la masa muscular no se pierde, sino que se renueva (Lohuis *et al.*, 2007). Los productos del catabolismo, como la urea,

no se excretan, sino que se reciclan (Nelson *et al.*, 1975; Floyd *et al.*, 1990; Barboza *et al.*, 1997) y el tejido óseo no sufre pérdidas sino que se remodela activamente (Donahue *et al.*, 2006; Lennox & Goodship, 2008; McGee *et al.*, 2008). Durante la hibernación la síntesis de proteínas se realiza a partir de los compuestos nitrogenados producidos gracias al reciclaje de la urea reabsorbida. El reciclaje conlleva la síntesis de aminoácidos a partir de esqueletos carbonatados y grupos amino que ya sufrieron fraccionamientos isotópicos previos, por lo que sería esperable una alteración en la señal isotópica del nitrógeno en los osos con respecto a otros animales con su misma dieta. Estudios realizados en osos de las cavernas revelaron que el efecto de la hibernación sobre las señales isotópicas del colágeno óseo sólo queda reflejado en osos de períodos más fríos, con hibernación más larga (Fernández-Mosquera *et al.*, 2001; Grandal d'Anglade & Fernández Mosquera, 2008).

Los estudios sobre la dieta de osos pardos cantábricos y pirenaicos se han hecho a partir del análisis de excrementos (Couturier, 1954; Clevenger, 1991; Braña *et al.*, 1993; Naves *et al.*, 2006; Rodríguez *et al.*, 2007). De todos estos estudios se puede concluir que la dieta de los osos pardos ibéricos se caracteriza por la secuencialidad de los alimentos a lo largo de las estaciones, siendo los vegetales la mayor parte de su dieta.

Los osos son animales que tienen una alimentación marcadamente estacional. En la Cordillera Cantábrica, el alimento que incorpora con mayor frecuencia en primavera son las herbáceas. En esta época es cuando consume más carroña. En el verano el alimento estrella son los frutos carnosos, y en otoño e invierno los frutos secos. La estación en la que el alimento de origen animal es más importante es el verano, aunque la ingesta de insectos (hormigas, por ejemplo) es, en volumen, casi el doble que la de mamíferos (Braña *et al.*, 1993). Cabe destacar el carácter hipocarnívoro del oso pardo, y que no sería un cazador activo, si no un carroñero oportunista. En general, las bellotas y los arándanos son los alimentos fundamentales para el oso pardo en la Cordillera Cantábrica (Naves *et al.*, 2006).

Revisando los distintos trabajos, la materia animal no parece llegar al 20% de presencia en la dieta de la Cordillera Cantábrica (Clevenger, 1991; Braña *et al.*, 1993; Naves *et al.*, 2006). En Pirineos se situaría sobre el 30% (Couturier, 1954). La diferencia entre ambas poblaciones se encuentra en que los osos pirenaicos incorporan a su dieta tubérculos (como *Conopodium majus*) y raíces. También se alimentarían, aunque ocasionalmente, de animales de ambiente acuático como son las ranas y las truchas (Couturier, 1954).

Existe un problema con este tipo de análisis de dietas partir de heces, ya que subestima la carne en la dieta (Robbins *et al.*, 2004), y además posee otros problemas como el de no poder asignarse siempre su contenido a especies. También es difícil asignar las heces a individuos concretos, impidiendo de esta manera las comparaciones entre la dieta y las medidas individuales de fitness. Además tampoco mide nutrientes asimilados como lo haría el análisis de isótopos estables (Mowat & Heard, 2006).

### 5.1.3. Estudios de dieta a partir de los isótopos estables de C y N

El principio por el que se basa el análisis de la dieta por medio de los isótopos estables, es que la abundancia natural de los isótopos estables se modifica con el fraccionamiento que ocurre durante los procesos físico-químicos, térmicos y biológicos. Estas diferencias en el fraccionamiento durante estos procesos lleva a distinguir “firmas isotópicas” en los materiales biológicos, pudiendo así trazar su ruta a través de los ciclos biogeoquímicos y concretamente, a lo largo de la cadena trófica.

En los estudios de dietas se utilizan principalmente los isótopos estables del carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) y del nitrógeno ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ). Se cuantifica mediante la técnica de Espectrometría de Masas de Relaciones Isotópicas Estables. La relación isotópica del isótopo pesado respecto al ligero de la muestra ( $R_m$ ) se compara con un material estándar de referencia ( $R_{est}$ ), expresándose el resultado en unidades “delta” ( $\delta$ ) que se expresan en ‰:

$$\delta (\text{‰}) = \frac{R_m - R_{est}}{R_{est}} \times 1000 .$$

Para el carbono, el estándar que se utiliza es la caliza “Pee Dee Belemnite” (PDB) (Craig, 1953), y para el nitrógeno, se usa el nitrógeno atmosférico (Mariotti, 1983).

El  $\delta^{15}\text{N}$  informa del nivel trófico y el  $\delta^{13}\text{C}$  sobre el tipo de plantas de partida en la cadena trófica. Así, en base a sus  $\delta^{13}\text{C}$  podemos distinguir entre plantas C3 o C4. Las plantas C3 son árboles y plantas herbáceas de climas templados y fríos y presentan un  $\delta^{13}\text{C}$  que varía entre -30‰ y -21‰ con una media de  $-26.5 \pm 2\text{‰}$ . Las plantas C4 se distribuyen en climas tropicales y su  $\delta^{13}\text{C}$  varía entre -15‰ y -7‰ con una media de  $-12.5 \pm 1\text{‰}$  (O’Leary, 1981, 1988). El fraccionamiento isotópico que sufre el  $^{15}\text{N}$  en las sucesivas etapas de la cadena trófica tiene un rango de 3 a 5‰, y el del  $\delta^{13}\text{C}$  de 0 a 2‰ con respecto a la dieta para un mismo tipo de tejido (Bocherens & Drucker, 2003), en nuestro caso para el colágeno o la queratina.

Las señales de los isótopos estables del carbono y el nitrógeno en tejidos orgánicos (pelo, plasma sanguíneo, colágeno óseo, etc.) son herramientas utilizadas en ecología para la reconstrucción de hábitos alimenticios de mamíferos. Así los diferentes tejidos reflejan la señal de la dieta en diferentes momentos (Boecklen *et al.*, 2011). El plasma sanguíneo tiene una vida media de 4 días y los glóbulos rojos de 28 (Hilderbrand *et al.*, 1996). El pelo va a representar la dieta de la etapa en la que se encuentre en crecimiento, y además al ser un tejido que no se remodela después de su biosíntesis, se puede hacer una reconstrucción temporal de la dieta. Aunque visualmente la muda empieza en Junio, el pelo empieza a crecer a principios de Mayo y continúa creciendo hasta Octubre, a una velocidad aproximada de 1,5 cm/mes (Felicetti *et al.*, 2004), por lo que los pelos van a reflejar la dieta de cuando los osos son metabólicamente activos (Hilderbrand *et al.*, 1996). Teniendo en cuenta esto, los pelos de jarra recogidos antes y durante la muda representan el año anterior, y los de después de la muda el año de recogida (Jacoby *et al.*, 1998). Para la transformación de los nutrientes asimilados en la dieta en la proteína que forma el pelo, la queratina, pasan 74 días, es decir alrededor de 10 semanas o un mes y medio (Sponheimer *et al.*, 2003). El hueso por el contrario, es el tejido que tarda más en remodelarse completamente, y así los isótopos estables estarán reflejando la media de los últimos 10 años (Schwarcz & Schoeninger, 1991). Así mismo cada tejido tienen un tipo de señal



diferente. Por ejemplo, los tejidos más grasos como el adiposo o el hígado tendrán un  $\delta^{13}\text{C}$  más negativo que otros tejidos proteicos como el colágeno (Ben-David *et al.*, 2012).

Para los estudios isotópicos conducidos para la determinación de la dieta de un mamífero fósil se emplea generalmente el colágeno preservado en el tejido óseo. El hueso está formado por una fracción mineral de hidroxiapatito que ocupa aproximadamente un 55-75% del peso seco. La parte restante está formada por colágeno en un 90%, lo que le confiere elasticidad y resistencia, en un 5% por proteínas no colagénicas, y <5% por una combinación de lípidos y carbohidratos (Boskey & Posner, 1984).

El colágeno, al tratarse de una proteína, registrará los valores isotópicos procedentes de la alimentación y del correspondiente fraccionamiento que se produce durante la asimilación de las sustancias nutritivas y la propia síntesis del colágeno. Es una proteína de gran tamaño formada por tres cadenas de polipéptidos organizadas en triple hélice, con una composición en aminoácidos bastante simple y repetitiva (35% glicina, 11% alanina, y 21 prolina o 4-hidroxiprolina) (Nelson & Cox, 2008), no siendo ninguno de ellos esenciales, es decir, que pueden ser sintetizados por el propio organismo, a partir del carbono y nitrógeno proporcionados por los alimentos ingeridos.

Gracias a la relativa estabilidad del colágeno óseo a través del tiempo, se puede hacer una reconstrucción de la paleodieta del oso pardo, así como ya se ha hecho de otros úrsidos como el oso de las cavernas (*Ursus spelaeus*) (e. g. Bocherens *et al.*, 1994, 1997, 1999; Nelson *et al.*, 1998; Fernández-Mosquera *et al.*, 2001; Vila Taboada *et al.*, 2001).

Para estudios isotópicos de la dieta de los osos actuales se suele usar la queratina del pelo debido a la relativa facilidad en la obtención de muestras y la inocuidad para el animal. La queratina es una proteína presente en todos los vertebrados en estructuras como el pelo, las escamas, los cuernos, la lana, las uñas y las plumas. El pelo contiene un 28% de proteínas, que son en su mayor parte queratina. Además se compone de lípidos (ácidos grasos, ceramidas, colesterol y sulfato de colesterol), que conforman entre el 2 y el 4 % del pelo. La queratina capilar en concreto es la  $\alpha$ -queratina. Es una macromolécula en la que cadenas de aminoácidos se disponen en fibras helicoidales agrupadas por pares, que van a adquirir una estructura terciaria filamentosa, con fibras de gran resistencia. La  $\alpha$ -queratina capilar está formada por varios aminoácidos, aunque el más abundante es la cisteína (10-14% de cistina que son dímeros de cisteína unidos por puentes disulfuro) (Lehninger *et al.*, 1993).

El colágeno óseo y la queratina no se sintetizan de igual manera: el fraccionamiento isotópico del carbono es ligeramente diferente en cada tejido, por lo que la comparación de los valores isotópicos de uno y otro requiere un factor de corrección que se obtiene experimentalmente para la misma especie o especies cercanamente emparentadas. Por el contrario, los valores del nitrógeno sí son directamente comparables (Bocherens *et al.*, 2014).

#### 5.1.4. Fuentes de variación de las señales isotópicas

La señal isotópica, además de por la dieta, puede estar influenciada por otras variables. Así, la abundancia natural de los isótopos en el suelo y las plantas está correlacionado con variables ambientales, sobretodo el clima, tanto a escala local como global (Austin & Vitousek, 1998; Handley *et al.*, 1999; Martinelli *et al.*, 1999; Schuur & Matson, 2001; Amundson *et al.*, 2003).

De todas las variables que afectan al ecosistema, las que más afectan al  $\delta^{15}\text{N}$  son la precipitación media anual y la temperatura media anual (Jenny, 1928). El clima afecta al nitrógeno orgánico del suelo moderando la entrada y salida de nitrógeno (Olson, 1958). La entrada está controlada por las tasas combinadas de la deposición atmosférica (Holland *et al.*, 1999) y la fijación de nitrógeno (Cleveland *et al.*, 1999). Las tasas de salida está mediadas por microorganismos transformadores de nitrógeno y está proporcionalmente relacionado con el conjunto del nitrógeno orgánico del suelo y con las temperaturas y las precipitaciones medias anuales (Amundson *et al.*, 2003).

De esta manera, factores de tipo geográfico como la latitud o la altitud producen variaciones ya desde el comienzo de la cadena trófica. La latitud se correlaciona negativamente con los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , existiendo un claro gradiente norte-sur (Amundson *et al.*, 2003). La altitud, por los mismos motivos, también se correlaciona negativamente con los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (Mariotti *et al.*, 1980).

Diversos estudios coinciden en señalar un aumento de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  con la altitud sobre el nivel del mar, relacionados con la disminución de la presión parcial de  $\text{CO}_2$  y adaptaciones de las plantas a los ambientes montanos (Körner *et al.*, 1991; Heaton, 1999; Hobson *et al.*, 2003).

El efecto *canopy* también influye en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ . Este efecto se basa en que existe un reciclaje de  $\text{CO}_2$  empobrecido en  $\delta^{13}\text{C}$  en los bosques cerrados, produciéndose así un fraccionamiento debido a la fotosíntesis en condiciones de poca luz y otras causas fisiológicas. Los valores de  $\text{CO}_2$  serán más negativos cuanto más cerca del suelo (van der Merwe & Medina, 1991). Este efecto en los valores de las plantas de partida se arrastra a lo largo de la cadena trófica (Drucker *et al.*, 2008).

También los factores intrínsecos a los animales influyen en las señales isotópicas de sus tejidos. Así las señales isotópicas pueden variar con la edad, debido a diferencias en la dieta relacionadas con ésta. Por ejemplo, el conocido efecto de la lactancia, ya que la ingesta de leche materna produce una elevación aparente de nivel trófico a la vez que un empobrecimiento en el  $\delta^{13}\text{C}$  (Jenkins *et al.*, 2001; Keeling & Nelson, 2001; Bocherens *et al.*, 2004; Pérez-Rama *et al.*, 2011a). También se relaciona con la edad la manera en que se asimilan los alimentos, haciendo que los valores isotópicos no sean iguales en diferentes estados de crecimiento (Lidén & Angerbjörn, 1999; Hobson & Quirk, 2014).

En los osos también tienen interés los cambios fisiológicos inducidos por el clima, concretamente los relacionados con la hibernación y el reciclaje del nitrógeno (Nelson *et al.*,

1998; Lidén & Angerbjörn, 1999; Fernández-Mosquera *et al.*, 2001; Grandal-d'Anglade *et al.*, 2011; Pérez-Rama *et al.*, 2011b).

### 5.1.5. Objetivos de este estudio

El objetivo de este estudio es el de conocer la dieta de los osos pardos fósiles del noroeste de la Península Ibérica a través del método de isótopos estables del carbono y el nitrógeno en colágeno óseo. Además se compararán los resultados con las poblaciones actuales de la Península y otras poblaciones fósiles europeas. También se analizarán posibles variaciones individuales como pueden ser patologías, crecimiento, territorio, hibernación, etc.

## 5.2. Material y métodos

El material con el que se ha contado para este trabajo se compone restos biológicos de oso pardo (huesos de fósiles y actuales, pelo de osos actuales), plantas susceptibles de formar parte de su dieta y contenido estomacal (procedente del oso de Quirós).

### 5.2.1. Colágeno óseo

Se ha extraído el colágeno óseo de un total de 79 restos óseos de oso pardo, principalmente costillas, mandíbulas y huesos largos. Además de los individuos estudiados en los anteriores capítulos, en este caso se han añadido restos de una cueva de León (La Braña-Arintero) y otra procedente de los Pirineos franceses (Coume-Nère). A modo de comparación, se ha hecho lo mismo con 11 restos de animales herbívoros (*U. spelaeus*, *Cervus elaphus* y *Capra pirenaica*) de las cuevas estudiadas.

La mayor parte de huesos no estaban consolidados por lo que no se realizó ningún tratamiento previo. Los restos de Tarelo estaban consolidados con Primal AC532. Los restos de Cuetu Blanco, La Canal Fuerte, Cincho de Valdejorada se encontraban consolidados con Paraloid B-72. Se eliminaron los consolidantes lavando las muestras con un lavado exterior y manual primero con una superficie abrasiva.

Todos los huesos fueron lavados repetidas veces en baño de ultrasonidos con acetona y agua destilada, hasta que no se

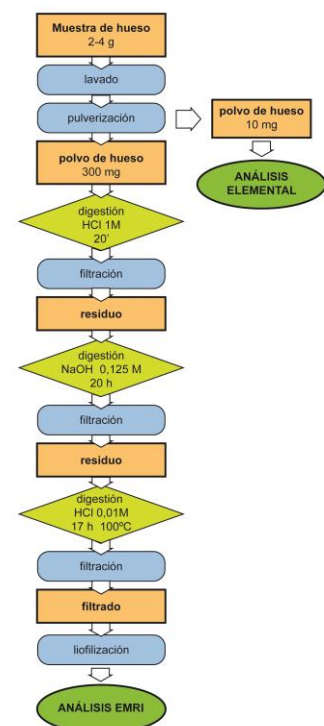


Figura 1. Método de extracción de colágeno (Bocherens *et al.*, 1997)

observó turbidez. Los huesos consolidados con Paraloid B-72 recibieron baños de acetona extra. Se dejó secar entre 48-72 horas. Se pulverizó una cantidad aproximada de 1 gr de cada hueso en un mortero de metal o de ágata hasta reducirlo a polvo en todos los análisis excepto el de Quirós. Esta muestra al tratarse de hueso fresco conservaba mucho colágeno y sólo se conseguía obtener “fibras” de hueso. Se optó por utilizar en este caso un molino de aros de acero recubierto de carbono de Tungsteno, porque a priori no debería de producir contaminación. Una vez rotas estas fibrillas, se acabó de pulverizar en un mortero.

Del polvo este hueso obtenido, se recogió una alícuota de 0,5 mg para el análisis elemental (%C y %N) de la muestra.

Para la extracción del colágeno óseo se utilizaron entre 250 y 350 mg de polvo y se siguió el procedimiento de Bocherens *et al.* (1997) basado en reacciones sucesivas con HCl y NaOH seguidas cada una por su correspondiente filtración (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

La señal isotópica del colágeno se midió en un Finigan Mat Delta Plus acoplado a un EA Carlo-Erba 1108, con una reproducibilidad analítica mejor que el 0,1‰ para el carbono y mejor que el 0,2‰ para el nitrógeno. Los resultados se refieren a los estándares PDB y N<sub>2</sub> atmosférico (Mariotti, 1984), respectivamente.

Se han añadido de la bibliografía los datos de Vila Taboada *et al.* (1999) de la cueva de Purruñal.

### 5.2.2. Queratina capilar

Se ha analizado el pelo de 18 individuos diferentes. Los pelos fueron recogidos en trampas de pelo, en rascaderos, en lugares en los que se alimentaron los osos, etc. Los provenientes de la Cordillera Cantábrica fueron recogidos por el “Fondo para la Protección de los Animales Salvajes” (FAPAS) entre los años 2007-2014 (N = 12). Además una muestra pertenece a una piel incautada a furtivos en 1991 (UA211) y otra al oso de Quirós, muerto por causas naturales en Junio de 2014.

De Pirineos, la muestra actual proviene de un oso introducido o descendiente de osos Eslovenos del Valle de Arán (Lleida). También proveniente de trampas de pelo o enganches, y fue recogida por los guardas forestales del Valle de Arán. Las otras muestras provienen del Museu de Ciències Naturals de Barcelona de pieles de animales abatidos entre los años 1919 y 1922 en la provincia de Lleida.

Para el estudio de los isótopos en la queratina del pelo se utilizó pelo de guarda. Lo primero que se hizo fue eliminar la raíz por si podía dar unos valores distintos al tener otras proteínas, además de poder así guardar dichas raíces para posibles estudios genéticos.

La muestra se lavó en ultrasonidos con una solución de Metanol:Cloroformo (2:1 v/v) durante 1h (dos repeticiones). Posteriormente se lavó en agua (20 min, dos repeticiones). Se

dejó secar en desecador o en estufa a 30 °C (O'Connell & Hedges, 1999a; O'Connell *et al.*, 2001)

Los valores que se presentan aquí en su mayor parte son la media del valor de dos pelos diferentes. En algunos casos en los que la muestra era escasa, sólo se analizó un pelo.

### 5.2.3. Plantas

Se realizó un muestreo somero y preliminar en el Valle de Arán en Junio de 2011 de plantas susceptibles de ser alimento del oso pardo y también de algunos musgos, en zonas oseras (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de plantas analizadas.

Sigla	Plantas	Procedencia
Pi-001-Mu	Musgo (arroyo)	Artiga de Lin – Las Bordas
Pi-002-Mu	Musgo (suelo)	Era Capela
Pi-003-Tr	Trébol	Varradós
Pi-004-Gr	Gramínea	Varradós
Pi-005-Frea	Fresa (hojas)	Plá Batallá
Pi-005-Freb	Fresa (fruto)	Plá Batallá
Pi-006-Fra	Frambuesa (planta)	Basa d'Oles
Pi-007-Av	Avellano	Basa d'Oles
Pi-008-Mu	Musgo (tronco)	Artiga de Lin – Las Bordas
Pi-009-Av	Avellano (planta)	Artiga de Lin
Pi-010-Tr	Trébol (planta con flor)	Basa d'Oles
Pi-011-Ar	Arándano (planta)	Varradós
Pi-012-Co	<i>Conopodium</i> sp. (completo)	Varradós
Pi-013-Coa	<i>Conopodium</i> sp. (parte aérea)	Varradós
Pi-013-Cob	<i>Conopodium</i> sp. (tubérculo)	Varradós
Pi-014-Ena	Endrino (planta)	Era Capela
Pi-014-Enb	Endrino (fruto)	Era Capela

Las plantas se lavaron en cubeta de ultrasonidos con agua destilada y posteriormente se dejaron secar y se redujeron a polvo para su análisis. Los resultados son la media de dos repeticiones por muestra.

### 5.2.4. Contenido estomacal

Se ha podido contar con muestras de diversa naturaleza procedentes de un individuo actual de Asturias (Ayuntamiento de Quirós) fallecido en circunstancias desconocidas. Durante la necropsia de este individuo se realizó una toma de muestras de pelo, tejido muscular, hueso y contenido estomacal, donde se recuperaron dos tipos diferentes de plantas que no se pudieron identificar a nivel de género, ya que ya habían sufrido un procesamiento y una primera digestión en la boca. Los dos tipos de plantas se diferenciaban además de por el color,

porque uno de los tipos estaba mezclado con hormigas. Esta división puede indicar que correspondían a dos comidas diferentes.



Figura 2. Hormigas del contenido estomacal del oso de Quirós. La de la izquierda pertenece a la especie *Formica rufa*, mientras que la derecha, que le falta la cabeza, posiblemente pertenezca al género *Tapinoma*.

Las hormigas presentes en el estómago eran de dos tipos. *Formica rufa*, a la izquierda en la Figura 2 era muy abundante frente a *Tapinoma* sp., a la derecha de la imagen (sin cabeza), de la que solo había unos pocos ejemplares. Debido a la abundancia de *Formica rufa* fue la que se analizó.

Las hormigas se dejaron secar y posteriormente se redujeron a polvo. Se hicieron cuatro análisis diferentes: se analizaron por separado abdomen, tórax y cabeza, y por otra parte la hormiga entera. Los resultados son la media de 5 repeticiones por muestra.

#### 5.2.5. Curva de variación de $\delta^{13}\text{C}$

Debido a la necesidad de calibrar datos de distinta cronología debido al efecto Suess (causado por el aporte de  $\text{CO}_2$  empobrecido en  $\delta^{13}\text{C}$  debido a la quema de combustibles fósiles) hubo que ajustar una curva a los datos disponibles de  $\delta^{13}\text{C}$  del aire. Para realizar esta curva, se han tomado los datos de Friedli *et al.* (1986) para los años 1744 a 1953 procedentes del análisis isotópico de burbujas de aire contenidas en los testigos de hielo antártico, y de Keeling *et al.* (2010) de 1978 a 1988, procedentes de análisis seriados de aire y agua de mar.

Los datos se ajustaron a una curva exponencial con el programa estadístico/matemático *Origin* v7. Los datos de años se transformaron en años BP, siendo el 2015 el año 0. La recta obtenida ha sido la siguiente:  $y = A1 \times e^{(-x/t1)} + y0$ , donde  $y0 = -6,43$ ;  $A1 = -2,37$ ;  $t1 = 46,18$ . El ajuste ha sido bueno ya que  $R^2 = 0,97$ .

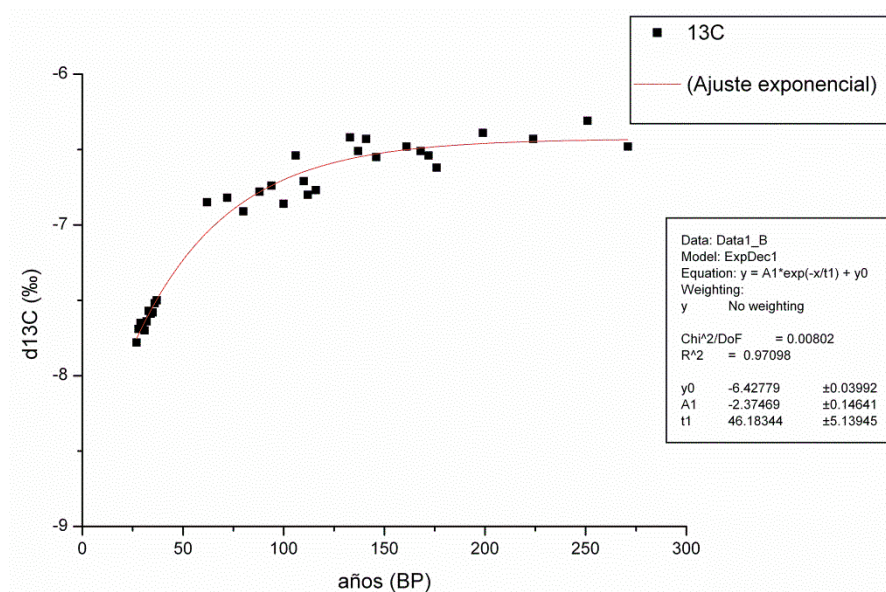


Figura 3. Ajuste exponencial de los datos de  $\delta^{13}\text{C}$

## 5.3. Resultados

### 5.3.1. Colágeno óseo

#### 5.3.1.1. Análisis elemental

Del total de 90 muestras sometidas a análisis de colágeno (79 oso pardo, 11 otros herbívoros), se ha hecho este análisis previo en 43 de los casos (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** y **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

El análisis elemental del %C y %N es un indicador de la recuperabilidad del colágeno preservado, dónde el hueso fresco presenta valores de aproximadamente 4% de N (Bocherens *et al.*, 2005). En el individuo de Quirós el %N es del 5%, mientras que en los otros dos cráneos actuales sus valores están en torno al 4%, siendo mayor en el cráneo que todavía conserva restos de tejido (cráneo 1). Por lo general, para restos antiguos o fósiles se considera que porcentajes de N en polvo óseo alrededor de 2% son suficientes. Experimentalmente hemos comprobado que valores de nitrógeno superiores a 0,5% indican que el colágeno se puede haber preservado en cantidad suficiente para su extracción. En general las muestras tienen un valor superior a 0,5%, a excepción de dos de los huesos de La Canal Fuerte (LCF-156, LCF-157). Por su %N podrían ser descartados, sin embargo, los valores del %N, %C y C/N en el colágeno son buenos, por lo que a pesar de tener poca materia orgánica, el colágeno se ha conservado sin alteraciones. En la Figura 4 se puede ver la representación gráfica de estos valores. Cabe destacar lo bien que se ajustan a una recta ( $R^2=0,951$ ).

Tabla 2. Resultados del análisis elemental e isotópico de restos óseos de oso pardo. En color rojo los análisis descartados por la poca calidad de la muestra. \*Datos de Vila Taboada *et al.* (1999)

Cueva (Altitud)	Hueso	Sigla	Edad	Sexo	Datación BP (Datación Cal BP)	Polvo de Hueso		Rendimiento	Colágeno óseo				
						%N	%C	% Colágeno extraído	%N	$\delta^{15}\text{N}$	%C	$\delta^{13}\text{C}$	C/N
Arcoia (1170 m)	HHU	ARLU – 39 (2102)	A	♂	> 40.000	-	-		7,4	3,7	19,5	-20,9	3,1
	HRA	ARLU – 40 (2101)	A			-	-		1,0	2,5	2,3	-21,6	2,7
	HCP	ARLU – 42	A	♀	31710 ± 720 (36093 ± 1065)	2,4	9,9	7,45 %	14,7	2,6	39,7	-20,1	3,1
	HCO	ARLU-59				3,6	11,5	11,39 %	15,9	2,6	43,4	-20,1	3,2
	HCO	ARLU-60				3,5	11,2	11,42 %	15,7	2,8	43,1	-20,1	3,2
Cincho de Valdejorada (295 m)	HCO	CCV-027	A	♂		0,9	6,28		14,0	4,9	37,1	-20,2	3,1
	HCO	CCV-028	A	♂		1,2	6		13,5	4,9	36,3	-20,2	3,1
	HCO	CCV-029	A	♂		0,72	6,74		13,5	4,9	36,3	-20,3	3,1
	HCO	CCV-030	A	♂		1,02	6,71		13,2	4,9	34,8	-20,2	3,1
	HCO	CCV-031	A	♂		0,95	7,19		12,0	5,0	31,7	-20,1	3,1
Coume-Nère (1335 m)	HCR	CN-1	A	♂	8450 ± 75 (9443 ± 72)	4,22	13,68	16,92 %	14,1	9,5	39,8	-19,3	3,3
Cuetu Blanco (655 m)	HCO	CB-011	SA (2-3)	♂	8730 ± 40 (9703 ± 82)	2,43	8,80		14,3	5,8	41,0	-20,5	3,3
	HCO	CB-012				2,71	9,71		14,1	5,7	40,9	-20,5	3,4
	HCO	CB-013				2,45	9,24		14,5	5,9	41,1	-20,3	3,3
	HMA	CB-014				0,98	4,85		14,0	5,7	38,8	-20,0	3,2
	HCO	CB-015				3,20	11,04		15,3	5,7	42,8	-20,3	3,3
Gonzalo Palomar	HMA	GP-1	A	♀	2410 ± 30 (2442 ± 61)	3,69	12,45		15,5	2,5	41,7	-19,8	3,1
La Braña – Arintero (1489 m)	HRA	BR-OSO	A	♂	6900 ± 50 (7743 ± 51)	2,30	7,58	10,09 %	13,1	2,7	34,4	-20,1	3,1
La Canal Fuerte (1550 m)	HCO	LCF96-026	A	♂	9045 ± 55 (10216 ± 28)	3,83	12,153		15,4	4,8	43,6	-20,1	3,3
	HCO	LCF96-025	A	♂	9045 ± 55 (10216 ± 28)	4,21	13,19		15,4	4,5	42,4	-19,8	3,2
	HCO	LCF-149	A	---	9045 ± 55 (10216 ± 28)	4,00	12,61		15,0	2,2	41,0	-20,1	3,2
	HCO	LCF-150	A	♂	9045 ± 55 (10216 ± 28)	3,48	11,68		15,2	4,5	44,2	-20,4	3,4
	Hueso largo	LCF-156	A	---		0,30	3,98		12,8	2,6	35,2	-20,5	3,2
	HCO	LCF-157	A	---		0,25	3,61		12,4	5,1	34,3	-19,5	3,2
	HCO	LCF-158	A	---	8370 ± 40 (9394 ± 58)	2,79	9,35		14,4	2,5	41,3	-20,5	3,3
	HCO	LCF-159	A	---		2,07	7,81		14,3	4,9	41,7	-20,2	3,4
	HMA	LCF-154	A	♀		1,42	5,88		13,8	2,6	38,8	-20,0	3,3
Longo de Meu (775 m)	HCO	LOME-1	A	---	8180 ± 40 (9140 ± 81)	-	-		14,6	3,1	39,3	-20,2	3,1
O Eixe (880 m)	HRA	EIX-004	A	♀	8130 ± 30 (9065 ± 37)	1,22	5,45	3,08 %	14,1	3,6	39,0	-20,0	3,2



Pozu La Cigacha (1770 m)	HCO	CGLL-017	SA	---		4,00	12,98		13,9	2,4	38,1	-20,1	3,2
	HCO	CGLL-018	SA	---		4,18	13,61		14,2	2,4	38,7	-20,0	3,2
	HCO	CGLL-019	SA	---		4,13	13,55		14,5	2,2	39,4	-20,0	3,2
	HCO	CGLL-021	SA	---		4,28	13,95		14,4	2,7	39,1	-20,1	3,2
	HUL	CGLL-050	SA (3-4)	♂	7430 ± 40 (8265 ± 52)	4,17	13,37		14,5	2,0	39,3	-19,9	3,2
	HUL	CGLL-051	SA (4-5)	♂	6750 ± 40 (7619 ± 30)	4,38	13,96		15,5	2,8	41,7	-19,9	3,1
Pozu La Veiga'l Retuertu (1590 m)	HHU	PVR-015	A	♂	9240 ± 40 (10404 ± 81)				15,8	4,1	43,2	-20,3	3,2
	HMA	PVR-013	A	♂					15,7	3,2	42,4	-20,2	3,2
Purruñal (1090 m)	HCO	Pur-Lu-6 (Pua 1)*	A	♂	7815 ± 80 (8641 ± 122)					4,0		-20,0	
	HCO	Pur-Lu-7 (Pua 2)*								4,2		-19,5	
	HCO	Pur-Lu-11 (Pua 3)*								3,7		-19,4	
	HCO	Pur-Lu-9				3,5	11,1	10,91 %	14,8	3,5	40,5	-20,3	3,2
	HCO	Pur-75				0,8	3,8	2,63 %	11,7	3,6	31,6	-20,0	3,1
	HCO	Pur-74				2,2	7,2	8,29 %	13,7	3,6	37,3	-20,2	3,2
Red de Toneyo (1387 m)	HCR	RT-001	A	♂	8800 ± 40 (9831 ± 82)	4,03	12,99		14,6	3,3	39,5	-19,8	3,2
Pala Paleira (1200 m)	HCO	SIPA-1	A	♀	6390 ± 45 (7341 ± 55)			alta	14,6	3,1	38,4	-20,4	3,1
	HFE	SIPA-2	A	♀	>40000			media	14,0	2,8	36,0	-20,3	3,0
	HCO	SIPA-156	SA (4-5)	♂	6548 ± 45 (7468 ± 31)			media	14,1	3,0	37,5	-20,4	3,1
	HCO	SIPA-157						media	12,4	3,0	33,0	-20,6	3,1
	HCO	SIPA-159						media	13,7	3,1	37,1	-20,4	3,1
	HCO	SIPA-160						media	12,6	3,1	33,4	-20,4	3,1
	HCO	SIPA-161						media	12,5	3,0	33,5	-20,4	3,1
	HFE	SIPA-166						media	14,7	3,1	38,7	-20,4	3,1
	HCO	SIPA-34	A	---	6183 ± 40 (7088 ± 62)			baja	14,0	3,0	37,3	-20,5	3,1
	HCO	SIPA-35	A	---				Baja	14,6	3,2	36,8	-20,4	2,9
	HCO	SIPA-36	A	---				baja	14,6	3,2	36,8	-20,4	2,9
	HH	SIPA-68	A	---				baja	12,1	3,8	31,0	-20,3	3,0
	HTI	SIPA-61	A	♀	7201 ± 46 (8039 ± 58)			baja	13,3	3,4	34,9	-20,2	3,1
	HCO	SIPA-190	A	---	6387 ± 43 (7340 ± 55)			Interior 4,23 %	12,1	2,6	32,4	-20,1	3,1
Sima de los Osos de Somiedo (1820 m)	HHU	SH5-98-S28-095	A	♂	8990 ± 50 (10105 ± 110)				15,3	3,2	41,3	-20,3	3,2
	HCP	SH5-97-T29-2	A	♀					15,6	3,2	42,5	-20,1	3,2
	HCO	SH5-97-U29-59	A	---	4250 ± 30 (4836 ± 15)				15,6	3,2	42,6	-20,3	3,2
	HCO	SH5-97-U28-7	A	---	4115 ± 30 (4648 ± 134)				15,7	3,0	43,1	-20,1	3,2
	HCO	SH5-98-S28-082	A	---	8720 ± 40 (9681 ± 74)				15,9	2,2	43,7	-20,3	3,2
	HCO	SH5-97-T29-81	A	---					15,5	3,0	42,7	-20,3	3,2

	HCO	SH5-97-V29-1	A	---	7100 ± 40 (7924 ± 41)				15,9	2,1	43,6	-19,6	3,2
	HCO	SH5-S29-002	A	---					15,9	2,3	43,7	-19,6	3,2
	HCO	SH5-S29-R31-003	A	---					15,7	2,2	42,9	-19,7	3,2
	HCO	SH5-98-T28-015	A	---					15,8	2,1	43,0	-19,6	3,2
Sumio de Casares (950 m)	HCR	CALE-1	A	♀	25780 ± 220 (30833 ± 381)				14,2	5,1	38,8	-19,3	3,2
Tarelo (680 m)	HCO	TA-176	A		7460 ± 95 (8274 ± 86) (datación de algún individuo de la mezcla)				13,5	3,1	37,6	-20,5	3,2
	HCO	TA-Lu-c-64	A						12,8	4,6	34,0	-20,5	3,1
	HCO	TA-Lu-c-78	A						12,9	4,7	34,6	-20,3	3,1
	HCO	TA-Lu-c-77	A						13,6	4,8	36,4	-20,1	3,1
	HCO	TA-Lu-c-74	A						13,7	4,7	36,2	-20,1	3,1
	HCO	TA-Lu-c-60	A						12,9	4,7	32,4	-19,9	2,9
	HMA	TA-193	A	♀	7652 ± 41 (8461 ± 44)				12,3	2,8	32,7	-19,7	3,1
Cordillera Cantábrica	HMA	Cráneo-001	A	♀	Actual	4,40	14,07		14,5	3,5	39,3	-20,2	3,2
Cordillera Cantábrica	HMA	Cráneo-002	A	♀	Actual	4,05	13,04		15,1	3,1	40,7	-20,0	3,1
Quirós	HCO	Q-1	SA (3)	♂	Actual (+2014)	5,08	15,93	8,26 %	12,1	1,0	33,4	-21,9	3,2

Tabla 3. Resultados del análisis elemental e isotópico de restos óseos de oso pardo. En color rojo los análisis descartados por la poca calidad de la muestra.

Cueva (Altitud)	Especie	Hueso	Sigla	Edad	Datación BP (Datación Cal BP)	Polvo de Hueso		Rendimiento	Colágeno óseo				
						%N	%C	% Colágeno extraído	%N	δ <sup>15</sup> N	%C	δ <sup>13</sup> C	C/N
Arcoia (1170 m)	<i>Ursus spelaeus</i>	HCO	ARLU-62			3,4	11,2	12,10 %	16,0	4,1	44,0	-21,9	3,2
	<i>Ursus spelaeus</i>	HFE	ARLU-88	SA	>40000				15,7	3,9	43,0	-21,7	3,2
	<i>Ursus spelaeus</i>	HFE	ARLU-89	SA	>40000				15,4	4,0	42,2	-21,8	3,2
	<i>Capra pyrenaica</i>	HCO	ARLU-90	A	35330 ± 380 (40241 ± 897)				15,0	4,0	40,7	-21,7	3,2
	<i>Capra pyrenaica</i>	HHU	ARLU-64	A					2,6	4,5	6,9	-20,9	3,1
	<i>Capra pyrenaica</i>	HC	ARLU-91	A	38610 ± 490 (43040 ± 636)				5,0	5,2	14,1	-21,2	3,3
Cuetu Blanco (655 m)	<i>Cervus elaphus</i>	HCO	CB-016	A	4480 ± 30 (5162 ± 93)	1,14	6,23		12,7	3,6	35,3	-21,5	3,2
O Eixe (880 m)	<i>Cervus elaphus</i>	HHU	EIX-001	A	7740 ± 30 (8518 ± 43)	1,41	5,64	9,12 %	13,0	5,5	36,0	-20,5	3,2
La Braña – Arintero (1489 m)	Ovicáprido	HMA	BR-OVI	A	250 ± 30 (284 ± 109)	1,52	5,34	8,20 %	13,3	4,9	35,3	-20,4	3,1
Sima de los Osos de Somiedo (1820 m)	<i>Capra pyrenaica</i>	HCO	SH5-97-Q9-3	A	1740 ± 30 (1653 ± 42)				15,7	2,5	42,7	-20,7	3,2
Sumio de Casares (950 m)	<i>Cervus elaphus</i>	HHU	CALE-4	A	1700 ± 30 (1624 ± 53)				12,6	4,1	33,9	-20,4	3,1

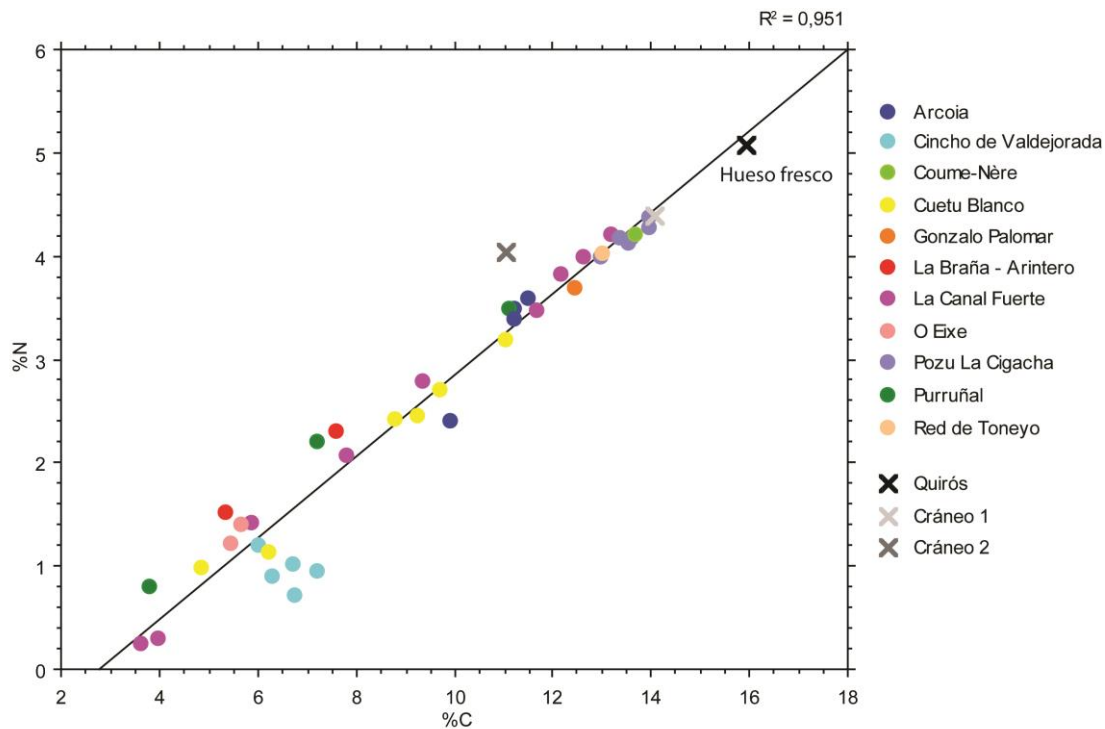


Figura 4. Gráfica bivariada del %C y %N en los restos óseos analizados.

#### 5.3.1.2. Calidad del colágeno extraído

Se han analizado un total de 79 muestras de hueso de oso pardo, y 11 de otros animales herbívoros a modo de comparación (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** y **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**). De cada una de las muestras se han efectuado dos mediciones de todos los parámetros requeridos: porcentajes de C y N en el colágeno, y valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , por lo que en la tabla se ha representado la media de dichas lecturas.

Para comprobar la calidad del colágeno extraído se aplican tres criterios de calidad:

- La relación atómica C/N en el colágeno. En colágeno fresco esta relación fluctúa entre 2,9 y 3,6 y esta es la proporción que debe presentar el colágeno fósil para que se pueda considerar bien preservado (DeNiro, 1985).
- Las proporciones de carbono y nitrógeno en el colágeno extraído. Los valores medios en hueso fresco son de aproximadamente un 35 % de C y entre 11 y 16% de N. Para los fósiles se aceptan porcentajes no inferiores al 13% para el C y al 5% para el N (Ambrose, 1990). Algunos autores prefieren considerar sólo aquellas muestras con valores más cercanos al colágeno fresco, estableciendo los límites en un mínimo de 30% para el C y 11% para el N (Bocherens *et al.*, 2005).
- El rendimiento de la extracción. Se mide en  $\text{mg}_{\text{colágeno}}/\text{g}_{\text{hueso}}$ , generalmente expresado como porcentaje. El hueso fresco contiene aproximadamente un 22% de colágeno, pero para el hueso fósil se aceptan proporciones inferiores, hasta un límite

de 3,5% (Ambrose, 1990) o de 1,5% (van Klinken, 1999). Sin embargo, siguiendo el criterio de Bocherens *et al.*, (2005) aceptaremos que para los fósiles es válido hasta el 10% del valor en hueso fresco, es decir, 2,2%.

#### a) Relación C/N

Todas las muestras superan este criterio excepto una de Cova Arcoia (ARLU-40), que además tampoco cumple ninguno de las otras premisas. Este hueso también se intentó datar, pero no fue posible debido al poco colágeno que conservaba.

#### b) %N y %C en el colágeno

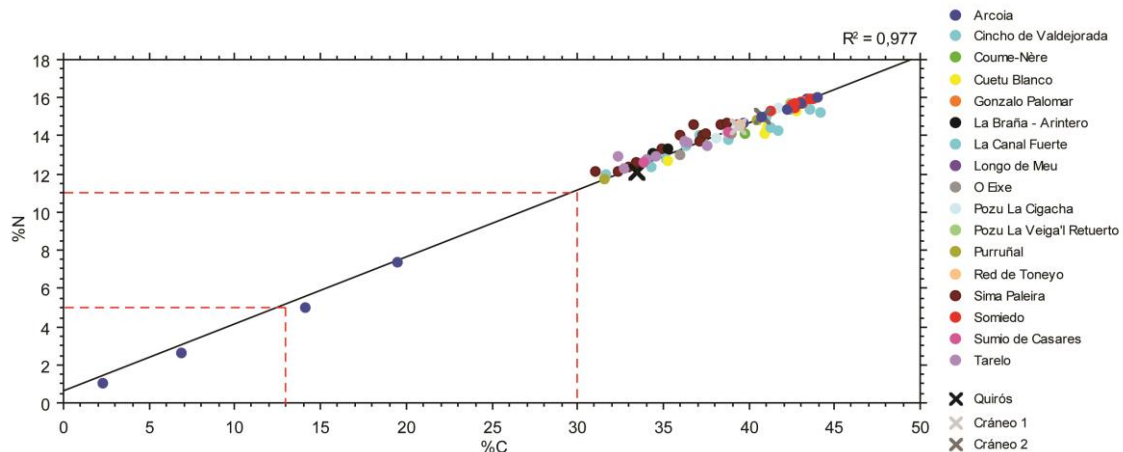


Figura 5. Representación del %C frente al %N en el colágeno.

Como se observa en la Figura 5, todos los análisis cumplirían el criterio mínimo de 13% para el C y al 5% para el N (Ambrose, 1990) excepto ARLU-40 (*U. arctos*) y ARLU-64 (*Capra pyrenaica*). Si tenemos en cuenta el criterio de Bocherens *et al.* (2005), que es más restrictivo, habría otros dos restos más, ARLU-39 (*U. arctos*) y ARLU-91 (*Capra pyrenaica*) que no lo cumplirían. Estos restos problemáticos son Pleistocenos y de la misma cueva, por lo que quizás su antigüedad es lo que ha influido en esta peor conservación, aunque hay otros restos del mismo lugar que están mejor conservados a pesar de esta antigüedad. En este trabajo seguiremos el criterio menos restrictivo, aunque si escogiésemos el otro, sólo dos muestras no lo cumplirían.

#### c) Rendimiento de la extracción

Sólo se han podido calcular 14 rendimientos. Siguiendo el criterio de van Klinken (1999) aceptaríamos todos excepto EIX-004 y Pur-75, pero como el resto de los valores de estas muestras son congruentes con una buena conservación de colágeno y además cumplen el criterio de Bocherens *et al.* (2005) de recuperar al menos el 10% del colágeno que tendría el hueso fresco, se va a aceptar.

El hueso de oso actual (Quirós) tiene un bajo rendimiento para ser fresco, es decir, es del orden del 8% cuando el rendimiento en hueso fresco es de 22%. El motivo puede estar en cómo se redujo a polvo la muestra. De forma manual con el mortero no se obtenía polvo, puesto que al tener mucho colágeno es más flexible. Se optó por pulverizarlo en un molino de

aros de acero recubierto de carburo de Tungsteno. El problema es que aunque se sometió a este proceso poco tiempo, se produjo calor, y este tuvo que degradar una parte del colágeno.

### 5.3.1.3 Corrección de los valores de $\delta^{13}\text{C}$

Como ya se comentó anteriormente, a la hora de comparar restos fósiles con restos actuales, ha de hacerse una corrección en los valores del  $\delta^{13}\text{C}$  actuales puesto que han de calibrarse con el  $\delta^{13}\text{C}$  del  $\text{CO}_2$  atmosférico anterior a la revolución industrial, ya que este ha disminuido debido al impacto del uso de los combustibles fósiles, que liberan  $\text{CO}_2$  empobrecido en el isótopo pesado. Así se ha documentado que los valores anteriores al año 1880 son de -6,5‰, -7,7‰ en 1989 y -8,4‰ en 2009 (Long *et al.*, 2005; Keeling *et al.*, 2010).

Durante el Pleistoceno, los valores del  $\text{CO}_2$  atmosféricos estuvieron en torno a -6,4‰ (Schmitt *et al.*, 2012). Como los valores Pleistocenos y Holocenos son muy parecidos, no se aplicará ninguna corrección. Al ejemplar de Quirós, muerto en 2014, se le asignará en la gráfica una corrección del 2‰, mientras que a los dos cráneos actuales, de fecha incierta, se asumirá que son de los años 90 (aunque seguramente sean anteriores), es decir +1,3‰.

### 5.3.1.4. Resultados del análisis isotópico de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en osos fósiles

El valor medio para el  $\delta^{15}\text{N}$  es de 3,6, con una desviación típica de 1,3. El valor mínimo es 2 (Pozu La Cigacha, CGLL-050) y el máximo 9,5 (Coume-Nère, CN-1). Para el  $\delta^{13}\text{C}$ , el valor medio es de -20,1, con una desviación típica de 0,3. El valor mínimo es de -20,9 (Arcoia, ARLU-39) y el máximo -19,3 (Coume-Nère, CN-1; Sumio de Casares, CALE-1). Otros estadísticos se pueden ver en la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia..**

**Tabla 4. Valores estadísticos de los resultados.**

	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
<b>Todos los <i>U. arctos</i> fósiles (N=75)</b>		
Media	3,6	-20,1
Desviación típica	1,3	0,3
Mín	2,0	-20,9
Máx	9,5	-19,3
<b>Holoceno (N=69)</b>		
Media	3,7	-20,1
Desviación típica	1,3	0,3
Mín	2,0	-20,6
Máx	9,5	-19,3
<b>Pleistoceno (N=6)</b>		
Media	3,3	-20,1
Desviación típica	1,0	0,5
Mín	2,6	-20,9
Máx	5,1	-19,3

Para comparar las medias de ambos grupos y saber si los osos siguen la misma dieta en el Holoceno que en el Pleistoceno, se ha realizado el test no paramétrico de Mann-Whitney (ya que sólo contamos con 6 datos del grupo pleistoceno) en el programa SPSS v17. Se ha excluido a Coume-Nère por tratarse de un individuo de otra población y a Cincho de Valdejorada por no tener cronología. El nivel de significación del  $\delta^{15}\text{N}$  es 0,624, y el del  $\delta^{13}\text{C}$  de 0,935. A la luz de estos resultados podemos concluir que no se puede rechazar la hipótesis de igualdad de tendencias centrales, y por lo tanto hay un continuismo en el tipo de dieta de los osos Pleistocenos y los Holocenos.

Para obtener una representación de estos datos, se han enfrentado los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en una gráfica bivariada, obteniendo la Figura 6.

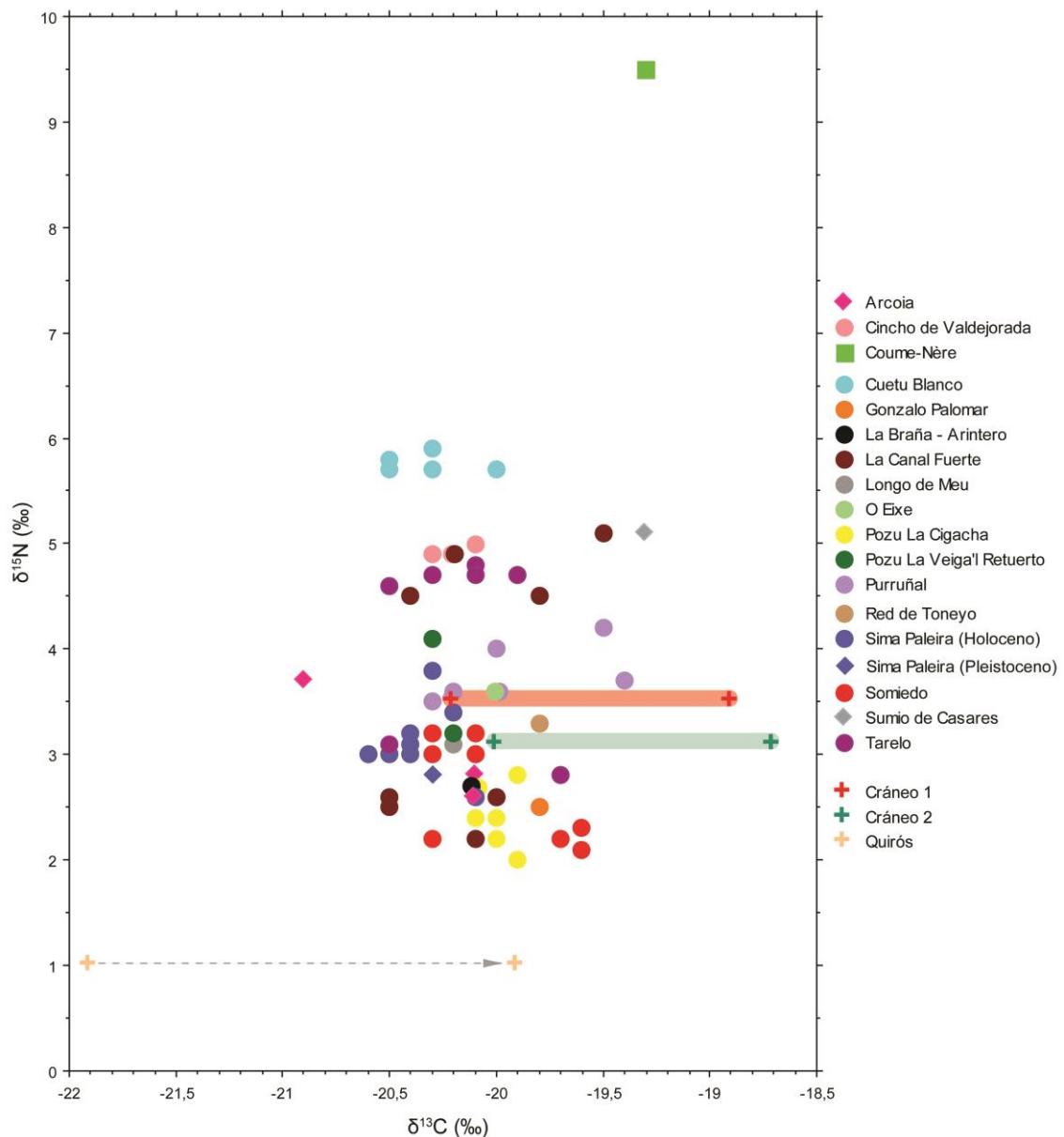


Figura 6. Gráfica bivariada de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . Los holocenos cantábricos se han representado con un círculo, el holoceno de Pirineos con un cuadrado, los Pleistocenos cantábricos con un rombo, y los actuales cantábricos con una cruz. Dentro de este último grupo se han representado los valores corregidos, con una flecha o con un sombreado.

En general los valores se agrupan entre el 2‰ y el 6‰ para el  $\delta^{15}\text{N}$ , concentrándose la mayoría en torno al 3‰. Para el  $\delta^{13}\text{C}$  la mayoría se agrupan entre el -20,5‰ y el -19,5‰.

En la gráfica se han señalado las correcciones efectuadas en los valores actuales por medio de una flecha en el caso de Quirós, y una zona sombreada en el caso de los dos cráneos. El dato de Quirós, del que conocemos su fecha de muerte, encaja totalmente con el resto de valores, sin embargo, los otros dos cráneos quedan muy desplazados hacia valores menos negativos de  $\delta^{13}\text{C}$ . La corrección que se le ha aplicado se basaba en una fecha de muerte en torno a los años 90, sin embargo su mayor coincidencia con los valores fósiles podría indicar que son más antiguos, aunque desconocemos cuánto. Por esto, en el resto de los análisis no se corregirán, pero su valor real podría estar desplazado más hacia valores más positivos de  $\delta^{13}\text{C}$  dependiendo de su fecha de muerte.

En cuanto a los isótopos del N, llama la atención la posición del resto fósil de Pirineos, el de Coume-Nère. Mientras los osos fósiles cantábricos parece que siguieron una dieta más herbívora, este oso pirenaico era más carnívoro. Ya en la bibliografía se señalaba que los osos de Pirineos de los años 50 eran más carnívoros que los cantábricos (Couturier, 1954). La diferencia es la de un nivel trófico. Otro individuo que se destaca, esta vez por sus bajos valores, es el de Quirós, que se discutirá más adelante.

Dentro del grupo cantábrico se observan diferencias menores en el  $\delta^{15}\text{N}$  que también se discutirán en relación a la edad, sexo o localización de los individuos.

### **5.3.2. Queratina capilar**

#### *5.3.2.1. Conservación de la queratina capilar*

Se han analizado muestras de pelo de 18 individuos, de los cuales 14 proceden de la zona Cantábrica y 4 de Pirineos. De los individuos de Pirineos, tres muestras proceden de pieles naturalizadas preservadas en el Museo de Zoología de Barcelona, datando de los años 20 del siglo pasado. Los resultados de los análisis están recogidos en la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia..**

Se ha hecho una gráfica bivariada del % de C y N para observar la conservación en la queratina del pelo (Figura 7). Tomando como referencia los pelos del año 2014 como frescos, ya que se analizaron en cuestión de semanas o pocos meses desde que fueron recogidos, se observa que los pelos naturalizados provenientes del Museo de Ciencias Naturales de Barcelona, de osos cazados en los años 20 del siglo pasado, tienen muy buena preservación. Así por ejemplo los pelos que se recogieron en años anteriores al 2014, siendo el más joven del 2012, se agrupan en un mismo conjunto. La desviación típica del %N de todas las muestras es muy pequeña (0,34), sin embargo la del %C es mayor (1,65) ya que los pelos procedentes de pieles naturalizadas se alejan de las muestras actuales. Quizás las pieles del museo hayan sufrido un proceso de conservación que hace que la queratina no se descomponga, mientras que las otras muestras, que no han sido tratadas, pudieran haber sufrido algún grado de

descomposición, pero estabilizándose, ya que por ejemplo el pelo de 1991 se coloca junto al del 2012. Futuros análisis de pelos podrían solventar estas dudas.

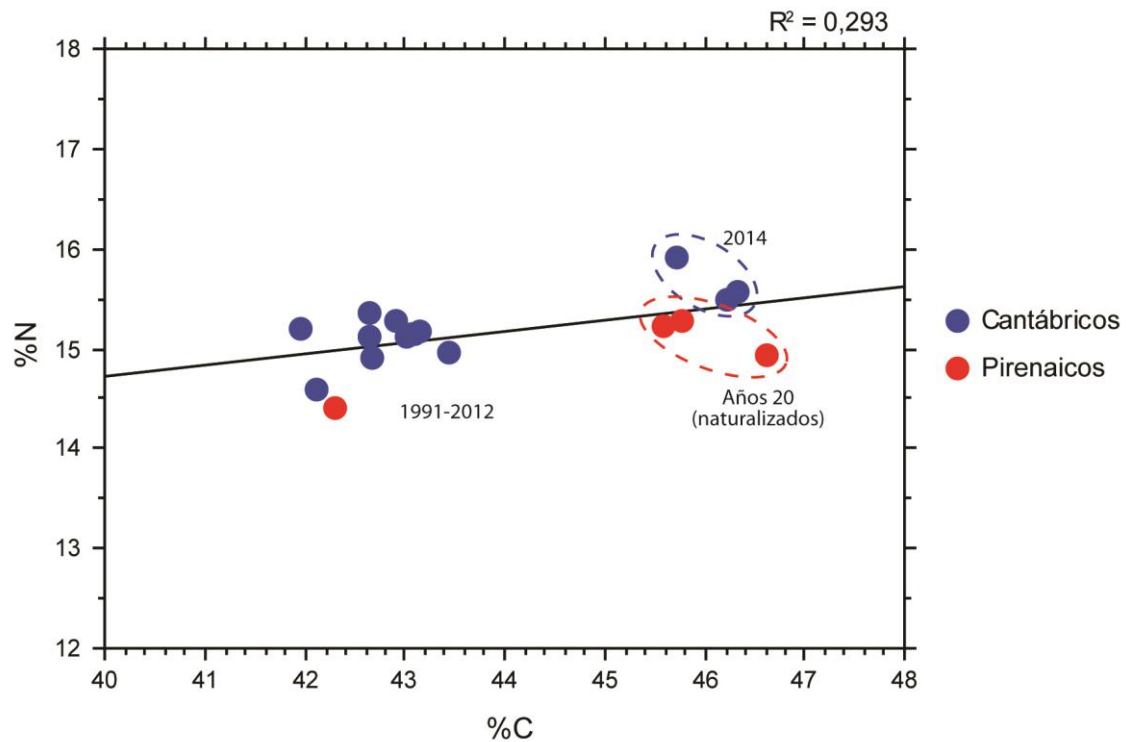


Figura 7. %C y %N de los pelos analizados

Por otra parte la proporción C/N teórica de la queratina se establece en 3,40, comprobándose experimentalmente una media de 3,30 con una desviación típica de 0,07 (O'Connell *et al.*, 2001). Se establece un rango fuera del cual los análisis no tendrían validez entre 2,9 y 3,8 (O'Connell & Hedges, 1999a). La media del C/N que hemos obtenido es de 3,37 (desviación típica: 0,11), siendo el rango de valores de 3,22 a 3,64. Nuestro valor medio es muy semejante al valor teórico, y todos los datos se sitúan dentro del rango. A priori había dudas sobre la posible conservación de las muestras de museo debido a su edad y a los posibles productos que se les hubiera aplicado, sin embargo experimentalmente hemos podido comprobar su buena conservación.



Tabla 5. Resultados del análisis isotópico en la queratina capilar y sus valores corregidos.

Sigla	Procedencia	Población	Año	Sexo	Edad	%N	$\delta^{15}\text{N}$	%C	$\delta^{13}\text{C}$	C/N	Corrección Año 2011	Pelo a Holoceno	Pelo a colágeno
MZB 82-7388	Civís (Lleida)	Pirineos	1922		1 año	15,3	6,5	45,8	-20,4	3,49	-22,27	-20,10	-19,00
MZB 82-7821	---	Pirineos	1920	Hembra	Adulto	15,2	6,0	45,6	-20,7	3,49	-22,53	-20,36	-19,26
MZB 82-7822	Caldes de Boí (Lleida)	Pirineos	1919	Macho	Subadulto	14,9	9,2	46,6	-19,9	3,64	-21,78	-19,62	-18,52
Pi-1	Valle de Arán (Lleida)	Pirineos	2011			14,4	8,1	42,3	-20,1	3,43	-20,1	-17,93	-16,83
F-1	Somiedo (Asturias)	Cantábrica	2010			14,9	6,2	42,7	-23,0	3,34	-23,03	-20,86	-19,76
F-2	Teverga (Asturias)	Cantábrica	2011			14,9	4,8	43,4	-22,9	3,39	-22,9	-20,75	-19,65
F-3	Somiedo (Asturias)	Cantábrica	2014			15,9	2,3	45,7	-22,1	3,35	-21,91	-19,74	-18,64
F-4	Somiedo (Asturias)	Cantábrica	2014			15,5	5,4	46,2	-22,9	3,48	-22,80	-20,63	-19,53
Quirós	Quirós (Asturias)	Cantábrica	2014	Macho	3 años	15,6	4,7	46,3	-22,4	3,47	-22,30	-20,14	-19,04
Ua63	Teverga (Asturias)	Cantábrica	2009	Macho		14,6	5,2	42,1	-23,5	3,37	-23,60	-21,43	-20,33
Ua110	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2007	¿?		15,2	6,2	42,0	-22,9	3,22	-23,08	-20,92	-19,82
Ua134	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2009	Hembra		15,1	5,6	43,0	-22,3	3,32	-22,39	-20,22	-19,12
Ua136	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2009	Macho		15,1	5,7	42,6	-22,8	3,29	-22,94	-20,77	-19,67
Ua141	Teverga (Asturias)	Cantábrica	2009	Macho		15,2	6,5	43,2	-22,8	3,32	-22,90	-20,74	-19,64
Ua142	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2009	Hembra		15,3	6,2	42,7	-22,0	3,24	-22,10	-19,93	-18,83
Ua151	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2009	Hembra		15,3	6,5	42,9	-22,9	3,28	-23,01	-20,84	-19,74
Ua211	Somiedo (Asturias)	Cantábrica	1991	Hembra	Adulto	15,1	5,7	43,1	-21,8	3,32	-22,57	-20,41	-19,31
Ua230	Piedras Luengas (Palencia)	Cantábrica	2012	Macho		15,2	7,2	43,1	-22,3	3,32	-22,25	-20,09	-18,99
Media						15,2	6,0	43,8	-22,1	3,37	-22,47		-19,20
Desviación típica						0,34	1,44	1,65	1,11	0,11	0,75		0,75

### 5.3.2.2. Corrección de los valores de $\delta^{13}\text{C}$

El efecto de la quema de combustibles fósiles en la era industrial es más patente en los últimos 100 años. Es por ello que se hace imprescindible una corrección para poder comparar las muestras de pelo, que aún siendo de fechas cercanas, han estado sometidas a valores de  $\delta^{13}\text{C}$  atmosféricos muy diferentes. Por la mayor abundancia de muestras del año 2011, todas las demás se han equiparado a esa fecha.

Para poder comparar posteriormente los valores isotópicos de la queratina capilar con los de colágeno óseo de osos fósiles, han de hacerse dos correcciones. Primero hay que hacer equivaler los valores actuales a valores holocenos. Para ello hemos seleccionado el valor correspondiente de  $\delta^{13}\text{C}$  del  $\text{CO}_2$  del aire de hace unos 9000 años, que es donde se sitúan la mayoría de restos fósiles, y que es del orden de -6,44 (Elsig *et al.*, 2009). La segunda corrección es la que nos permite transformar el valor de la queratina a su equivalente en colágeno, que hemos establecido en -1,1‰, un valor intermedio entre 0,8 y 1,5 ‰ que es la diferencia  $\delta^{13}\text{C}_{\text{pelo}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{colágeno}}$  que se ha observado en diferentes trabajos (Bocherens *et al.*, 2014).

### 5.3.2.3. Resultados del análisis isotópico

La media del  $\delta^{15}\text{N}$  es de 6,0 y la del  $\delta^{13}\text{C}$  bruto es de -22,1. Este valor de  $\delta^{13}\text{C}$  se tuvo que corregir para poder comparar los datos entre sí debido al efecto Suess. Utilizando la curva de variación del  $\delta^{13}\text{C}$  del apartado Y.2.5. se han corregido los datos al año 2011. La media de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  corregidos es de -22,47.

Para poder comparar la dieta de los osos actuales con los fósiles, se han corregido estos valores del año 2001 a su valor Holoceno, y posteriormente la corrección para pasar de queratina a colágeno. Esta diferencia la hemos establecido en un +1,1‰, un valor intermedio entre 0,8 y 1,5 ‰ que es la diferencia observada en diferentes trabajos sobre mamíferos (Bocherens *et al.*, 2014).. La media obtenida fue de -19,20 con una desviación típica de 0,75.

Para comparar si el grupo de los osos fósiles y el de los actuales tiene una misma tendencia central, es decir, si no han cambiado la dieta, se ha realizado el test no paramétrico de Mann-Whitney con el programa SPSS v17. El nivel de significación del  $\delta^{15}\text{N}$  y del  $\delta^{13}\text{C}$  es de 0. A la luz de estos resultados podemos concluir que se rechaza la hipótesis de igualdad de tendencias centrales, y por lo tanto los valores isotópicos de ambas poblaciones, son distintos. Se discutirá más adelante si existe un cambio de dieta o son otros los factores que puedan estar influyendo en estos distintos valores.

### 5.3.3. Otros resultados

Los resultados de los análisis de las plantas y el contenido estomacal están recogidos en la tabla 6 junto con su corrección al año 2011.

**Tabla 6. Resultados de los análisis isotópicos en plantas y hormigas.**

Sigla	Tipo de muestra	Procedencia	Año	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Corrección Año 2011
Pi-001-Mu	Musgo	Artiga de Lin – Las Bordas (Valle de Arán, Lleida)	2011	0,9	-33,0	-
Pi-002-Mu	Musgo	Era Capela (Valle de Arán, Lleida)	2011	-6,8	-30,0	-
Pi-003-Tr	Trébol	Varradós (Valle de Arán, Lleida)	2011	-1,6	-28,8	-
Pi-004-Gr	Gramínea	Varradós (Valle de Arán, Lleida)	2011	-1,4	-29,2	-
Pi-005-Frea	Fresa (hojas)	Plá Batallá (Valle de Arán, Lleida)	2011	-2,9	-29,3	-
Pi-005-Freb	Fresa (fruto)	Plá Batallá (Valle de Arán, Lleida)	2011	-1,7	-29,3	-
Pi-006-Fra	Frambuesa	Basa d'Oles (Valle de Arán, Lleida)	2011	0,2	-27,4	-
Pi-007-Av	Avellano	Basa d'Oles (Valle de Arán, Lleida)	2011	-3,0	-30,6	-
Pi-008-Mu	Musgo (tronco)	Artiga de Lin – Las Bordas (Valle de Arán, Lleida)	2011	-4,8	-27,8	-
Pi-009-Av	Avellano	Artiga de Lin (Valle de Arán, Lleida)	2011	-4,4	-32,9	-
Pi-010-Tr	Trébol	Basa d'Oles (Valle de Arán, Lleida)	2011	-0,3	-28,1	-
Pi-011-Ar	Arándano	Varradós (Valle de Arán, Lleida)	2011	-2,7	-30,8	-
Pi-012-Co	<i>Conopodium</i> (entero)	Varradós (Valle de Arán, Lleida)	2011	-3,5	-28,3	-
Pi-013-Coa	<i>Conopodium</i> (planta)	Varradós (Valle de Arán, Lleida)	2011	-3,1	-28,7	-
Pi-013-Cob	<i>Conopodium</i> (tubérculo)	Varradós (Valle de Arán, Lleida)	2011	-3,3	-29,0	-
Pi-014-Ena	Endrino (hojas)	Era Capela (Valle de Arán, Lleida)	2011	0,0	-27,0	-
Pi-014-Enb	Endrino (fruto)	Era Capela (Valle de Arán, Lleida)	2011	0,3	-26,7	-
PI-CH	Planta con hormigas	Quirós (Asturias)	2014	4,3	-28,4	-28,2
PI-SH-Entera	Planta sin hormigas (entera)	Quirós (Asturias)	2014	1,7	-27,8	-27,7
PI-SH-Rama	Planta sin hormigas (rama)	Quirós (Asturias)	2014	2,3	-27,4	-27,2
PI-SH-Hoja	Planta sin hormigas (hoja)	Quirós (Asturias)	2014	1,5	-28,4	-28,3
H-Abd	Hormiga (abdomen)	Quirós (Asturias)	2014	5,1	-27,7	-27,6
H-Entera	Hormiga (entera)	Quirós (Asturias)	2014	5,6	-26,5	-26,4
H-Torax	Hormiga (tórax)	Quirós (Asturias)	2014	5,9	-26,1	-26,0
H-Cabeza	Hormiga (cabeza)	Quirós (Asturias)	2014	5,8	-26,0	-25,9

## 5.4. Discusión

### 5.4.1. Las señales isotópicas y la dieta

#### 5.4.1.1. Dieta de los osos cantábricos y pirenaicos actuales

Para una primera aproximación al estudio de la dieta de los osos pardos fósiles que son objeto de estudio en este trabajo, hemos utilizado datos de osos actuales y de plantas que habitualmente forman parte de su dieta. Con esto se pretende ver si las proporciones isotópicas registradas en los animales se corresponden con la de su dieta, según estudios de observación directa o análisis de heces. Se ha construido una gráfica bivariada del  $\delta^{15}\text{N}$  y del  $\delta^{13}\text{C}$  de queratina de osos actuales (cantábricos y pirenaicos) y de plantas de ambas zonas. Todos los valores de carbono están corregidos al año 2011.

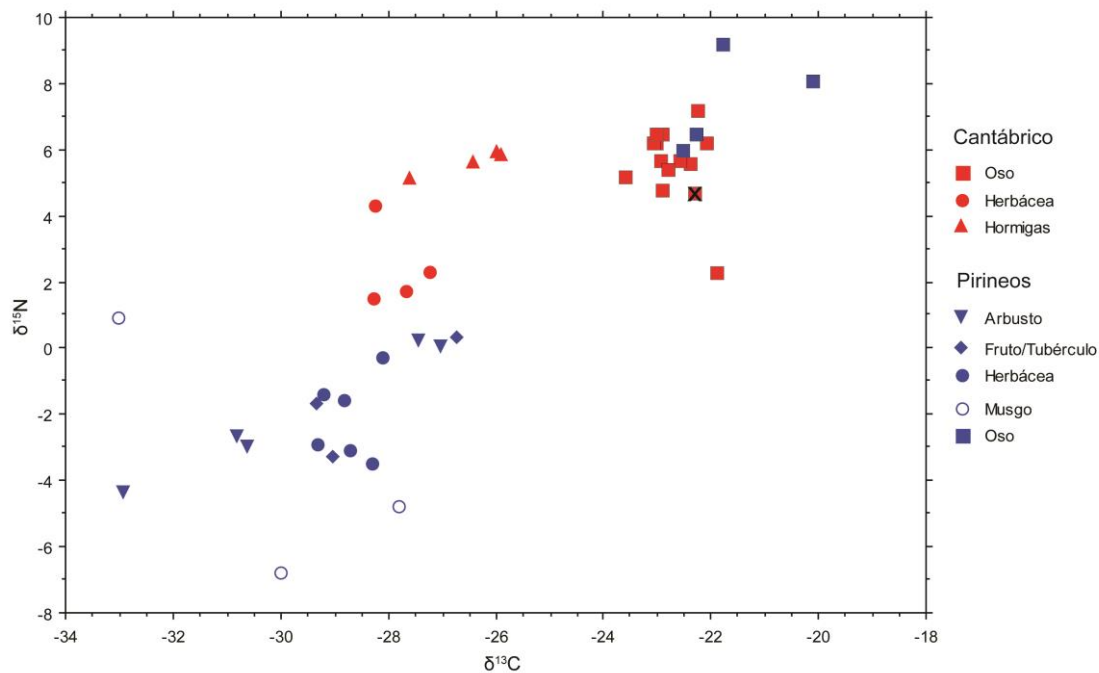


Figura 8. Gráfica bivariada del  $\delta^{15}\text{N}$  y del  $\delta^{13}\text{C}$  del pelo de osos actuales (cantábricos y pirenaicos) y de plantas de ambas zonas. Con una X se ha destacado el oso de Quirós.

Se observa una clara diferencia entre las plantas y los osos. La muestra de plantas de Pirineos, sin ser un muestreo muy fiel, da una idea del rango de valores de las plantas de la zona osera de la que provienen los pelos. No es posible calcular un valor numérico para una dieta teórica basada en este tipo de plantas, pues esto requeriría un cálculo preciso de las proporciones de cada tipo de vegetal, que es desconocido.

El fraccionamiento isotópico entre un animal y su dieta se ha establecido en gran cantidad de estudios. Para el N, la diferencia varía entre +2 y +5‰, mientras que para el C es diferente según el tejido que se estudie. El colágeno óseo se enriquece con respecto a la dieta

en un +5‰ (Tykot, 2004). Sin embargo, la queratina capilar muestra un enriquecimiento mayor que el colágeno, entre 0,8 y 1,5 ‰ (Bocherens *et al.*, 2014).

Las muestras de Pirineos pertenecen a osos autóctonos de principios del S. XX, excepto la del año 2011, que pertenece a un oso reintroducido, y alcanza los valores más elevados de  $\delta^{13}\text{C}$ . Dos de los datos pirenaicos tienen un  $\delta^{15}\text{N}$  más elevado, siendo la diferencia planta-pelo superior a la descrita para un nivel trófico, por lo que parece que estos osos se alimentan de más materia animal. Otros dos individuos se sitúan junto a los Cantábricos. Uno de ellos es un juvenil de 1 año, y otro una hembra adulta. No parece que se refleje la lactancia en los valores del juvenil, sino que esos valores más bajos podrían ser provocados por el crecimiento activo en esta etapa inicial de su vida.

Los datos de vegetales cantábricos pertenecen al contenido estomacal del oso de Quirós (señalado con un aspa en la gráfica). Se trata de un caso particular, un oso enfermo, que se discutirá más adelante. Pero en este punto comentaremos que la diferencia en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  observados en las plantas de ambas procedencias pueden explicarse por las distintas altitudes de los dos territorios: el fondo del valle del Valle de Arán está a 900 m aprox., mientras que el de Quirós, donde se recuperaron las muestras de este individuo, está a 500 m. No servirían, pues, los datos de plantas pirenaicas para establecer una línea base de las plantas cantábricas, salvo para calcular que los valores de las segundas tendrían que ser ligeramente superiores, quizá más parecidos a algunas de las plantas del contenido estomacal del oso de Quirós.

En general, los datos cantábricos se agrupan bastante, y parecen pertenecer a animales omnívoros con bastante porcentaje de materia vegetal en su dieta. La diferencia en los valores isotópicos, tanto del C como del N, se ajusta bastante mejor que los de Pirineos a lo esperable para un nivel trófico.

Los osos de Pirineos, en dos casos, se alejan de estos valores más herbívoros y añadirían más materia animal en su dieta, como ya se ha recogido en la bibliografía. El oso introducido se desvía aún más hacia valores menos negativos de  $\delta^{13}\text{C}$ . Podría ser porque se alimenta de cultivos en los que haya plantas C4 como el maíz, o que se alimente de animales que lo hayan consumido, por ejemplo ganado doméstico (directamente o a través de piensos compuestos).

#### *5.4.1.2. Comparación entre los osos actuales y los fósiles*

Aunque los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de queratina y colágeno son equiparables, no sucede lo mismo con el  $\delta^{13}\text{C}$ . Una vez aplicadas las necesarias correcciones en estos valores, es posible hacer una comparación de los osos actuales y los fósiles.

Al comparar los valores fósiles con los actuales de pelo en la gráfica bivariada de la Figura 9, se observa que, salvo uno de los datos, los osos actuales se sitúan en la parte superior de la nube de puntos formada por los fósiles, y en algunos casos la superan en cuanto al  $\delta^{15}\text{N}$ . También para el C los valores actuales son menos negativos.

¿Por qué son más altos los valores de los osos actuales? Hay varias posibles explicaciones, y no todas ellas se relacionan directamente con el tipo de dieta.

En primer lugar, es posible que la diferencia de fraccionamiento entre pelo y hueso que hemos aplicado (1,1‰) no sea exacta, ya que no se ha estudiado en osos. En algunos mamíferos, como los macacos o las mofetas, sí son equivalentes (O'Regan et al., 2008; Hobson & Quirk, 2014), mientras que en humanos se concluye que no (O'Connell & Hedges, 1999b; O'Connell et al., 2001). El único caso en que hemos obtenido muestra de ambos tejidos de un mismo animal coincide con que se trata de un individuo con caquexia (que se comentará más adelante), lo que puede alterar grandemente las señales isotópicas de cada tejido, al estar registrando distintos períodos de la vida del animal.

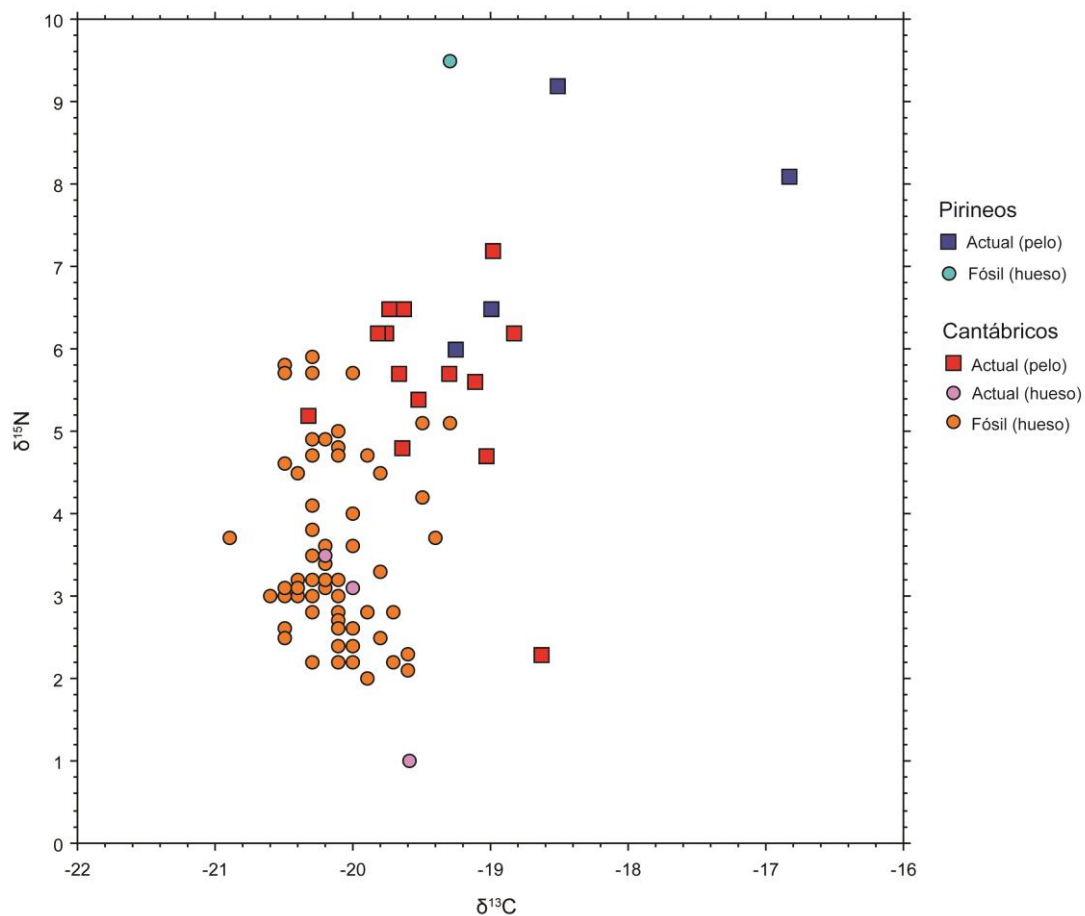


Figura 9. Comparación de pelos de osos actuales con hueso.

Una segunda posibilidad es que los osos actuales hayan desplazado su hábitat hacia regiones a menor altitud sobre el nivel del mar, lo que produciría valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos ya en los suelos y la vegetación. La tercera posibilidad es que los osos actuales habitan un ecosistema muy antropizado, donde pueden existir niveles más altos de  $\delta^{15}\text{N}$  por el uso de abonos orgánicos o simplemente por las deposiciones del ganado. La cuarta y última, porque los animales hayan cambiado su dieta hacia un mayor carnivorismo, bien por caza, bien por

carroño, donde jugarían un papel fundamental los aportes antrópicos de carroña en el ecosistema.

En un estudio sobre el desgaste dental elaborado con los especímenes fósiles de Asturias que se han estudiado en esta tesis, se observó que todos presentaban faceta carnífera en el  $M_1$ , sin embargo, sólo el 60% de osos de la población cantábrica actual analizados la tenían, estando su dieta compuesta por un elevado porcentaje de materia vegetal (Pinto Llona, 2006).

En el caso de Pirineos, la mayor parte de individuos tienen valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos, en especial el fósil, que sería un animal más carnívoro. Quizás la propia zona hace que les sea más propicio a los osos alimentarse de mayor proporción de materia animal, o que la vegetación no sea tan propicia, al contrario de lo que sucedería en la Cordillera Cantábrica. Sería un efecto comparable al que sucede con la diferencia Norte-Sur, en donde los osos escandinavos son más carnívoros que los del sur de Europa (Vulla *et al.*, 2009). Los osos que habitan Pirineos en la actualidad provienen de una población introducida en los años 90 proveniente de Eslovenia.

En el trabajo de Rodríguez *et al.* (2007) se examinaron excrementos de osos de las zonas de Narcea y Somiedo, ambas en Asturias, entre los años 1974-2003. Entre las principales conclusiones está que con el aumento de temperatura global en los últimos años, cambió la distribución y estacionalidad de algunas plantas, como por ejemplo las del género *Prunus*, que fructifican antes. La disminución de la disponibilidad de frutos alpinos (como *Vaccinium* sp.), obliga a los osos a alimentarse a menor altitud, donde no se pueden nutrir de ciertas plantas alpinas como las gramíneas. Esta alimentación a menores altitudes puede ser lo que esté haciendo que el  $\delta^{15}\text{N}$  sea más alto en los individuos actuales.

La segunda conclusión es sobre la presión que ejercen otros herbívoros y el hombre. La densidad de ungulados es muy alta en Somiedo, casi el triple que por ejemplo la de Yellowstone, que es donde está la densidad más alta de Norteamérica de ungulados. En comparación con un bosque virgen polaco, es más de 6 veces mayor (Rodríguez *et al.* 2007). Los ungulados de Somiedo son mayoritariamente domésticos, principalmente ganado vacuno. Los ungulados tienen dos efectos: por una parte el de ser competidores por el alimento vegetal, y por otra, la de suministrar más carroña. Los osos se ven relegados a los fondos de los valles para no competir con otros herbívoros por los pastos de montaña, además de para evitar a los humanos que realizan actividades lúdicas en la montaña. Por otra parte, además de relegarlos a los fondos de los valles donde el  $\delta^{15}\text{N}$  es más alto, el ganado proporciona carroña para los osos. Estos dos efectos hacen que el  $\delta^{15}\text{N}$  sea más alto que en el caso de los fósiles donde la competencia por alimento vegetal sería menor y la carroña quizás sería menos abundante. También el ganado podría estar abonando en suelo con sus heces, lo que también produciría un aumento de  $\delta^{15}\text{N}$ .

### 5.4.1.3. Comparación con osos Grizzlies americanos

Mowat & Heard (2006) estudiaron la dieta de los osos pardos de diferentes zonas del noroeste americano a partir de muestras de pelos, estimando el porcentaje de cada tipo de alimento en la dieta. Así establecieron un gradiente en el que se pueden encontrar osos con muy diversos tipos de dietas, desde los que sólo comen plantas a los que tienen una dieta basada en un 80% de salmón. Entre estos extremos existen diferentes porcentajes de carne (terrestre), plantas, peces anándromos (salmón) y peces de agua dulce (*kokanee*). Así encontraron por ejemplo que los osos costeros se alimentan más de salmón, y los de las montañas, donde no hay presencia de salmón, más de carne.

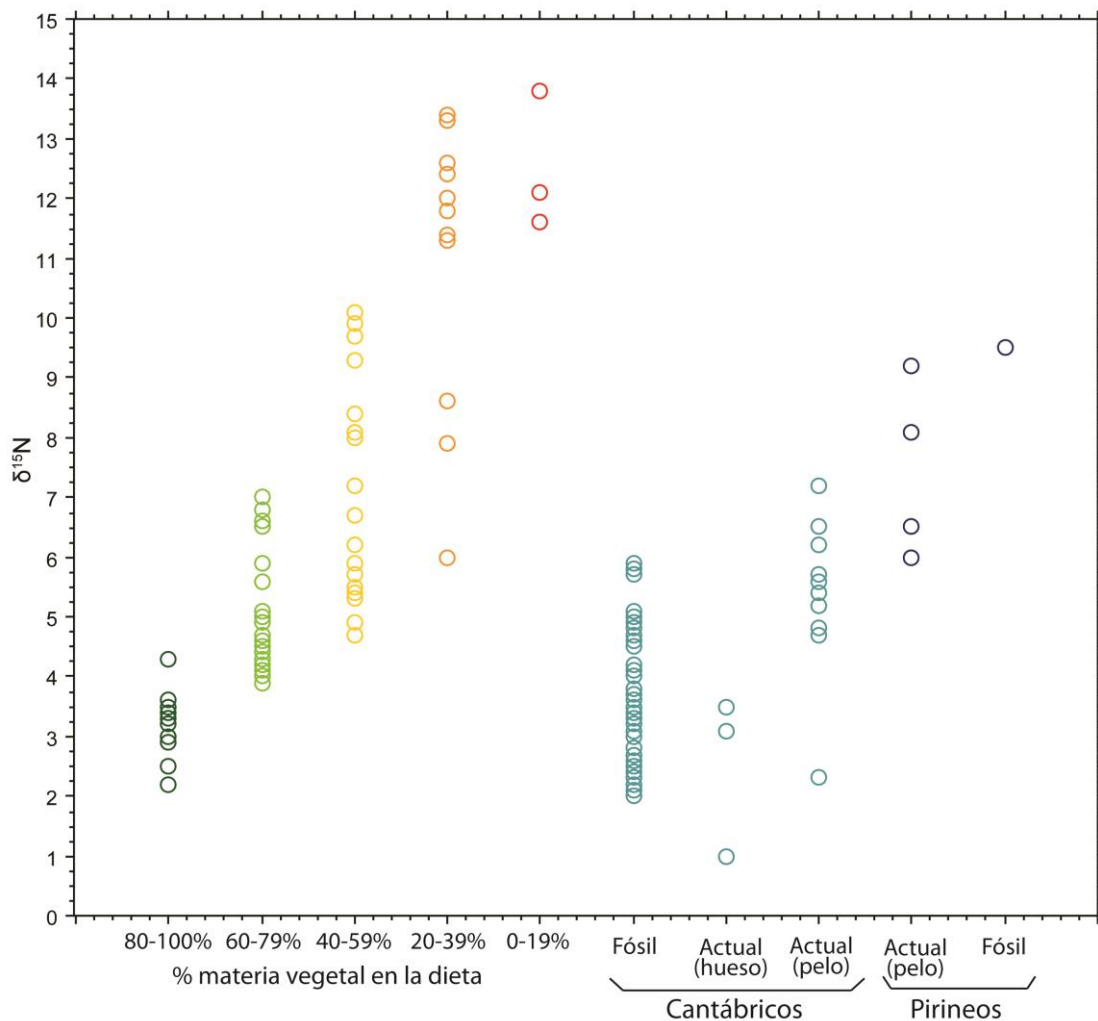


Figura 10.  $\delta^{15}\text{N}$  de diversas poblaciones de osos pardos de Norteamérica (Mowat & Heard, 2006) comparados con los osos analizados en este trabajo.

Comparando los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de los osos americanos con los cantábricos, los de osos actuales se corresponderían con un 60-80% de materia vegetal en su dieta, mientras que los fósiles parecen ser en general más herbívoros, la mayoría con una dieta del 80-100% de vegetales, aunque algunos individuos sí que estarían en los 60-80% como la hembra de Sumio de Casares, o el macho de La Canal Fuerte:



En cuanto a Pirineos, tanto los actuales como el fósil presentan valores situados entre el 20-60% de materia vegetal. En el trabajo de Mowat & Heard (2006) se ofrecen unos valores medios de los alimentos de partida (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**), donde se puede observar que cuanto menor materia vegetal adquieren los osos en su dieta, encontramos más variación en  $\delta^{15}\text{N}$ , puesto que el salmón tiene un  $\delta^{15}\text{N}$  bastante elevado (12,5), y un pequeño porcentaje puede hacer que parezca que ocupan un nivel trófico mayor que si solo comiese carne de animales terrestres. Quizás estos osos de Pirineos, al menos en el caso del individuo de Coume-Nère, la materia animal sea mayor.

**Tabla 2. Valores medios de alimentos de los osos pardos de Norteamérica (Mowat & Heard, 2006)**

	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$
Carne (terrestre)	
Tundra ártica o subártica	3,1
Boreal	2,1
Costa norte	2,5
Montañas templadas	3,4
Pescado	
Kokanee	6,7
Salmón anándromo	12,5
Plantas	
Referencia general	-2,8

Sin embargo, la relación entre la proporción de carne frente a la de plantas en la dieta media, y el  $\delta^{15}\text{N}$  del consumidor no es lineal, ya que el nitrógeno viene de la fracción proteica de la dieta y el contenido proteico de la carne es mucho más alto que el de las plantas (Phillips & Koch, 2002), siendo la relación más bien exponencial. Así por ejemplo, el consumo de 50% de carne, lleva a un valor de  $\delta^{15}\text{N}$  próximo al de los hipercarnívoros; sin embargo, el  $\delta^{13}\text{C}$  sería más negativo (Bocherens, 2015).

Así en general, se podría decir que los osos cantábricos son hipocarnívoros. De los fósiles, la mayor parte parece corresponderse con 100% herbívoros, mientras que actuales y algunos fósiles se podrían considerar 10% carnívoros, lo que concuerda con los trabajos de análisis de heces (Clevenger, 1991; Braña *et al.*, 1993; Rodríguez *et al.*, 2007).

En Pirineos, el fósil de Coume-Nère y una de las pieles Museu de Ciències Naturals de Barcelona (MZB 82-7822), podrían considerarse mesocarnívoros, quizás con unos valores que rondarían el 30-50%. El resto se situarían junto a los cantábricos actuales.

#### 5.4.2. Otros factores que pueden influir en las señales isotópicas

##### 5.4.2.1. Influencia de la edad de los individuos

La lactancia y el crecimiento son factores que influyen en el  $\delta^{15}\text{N}$ . En este trabajo no se han estudiado individuos infantiles, sin embargo sí que se contaba con algunos subadultos en la colección.

Estos subadultos pertenecen a las cuevas de Cuetu Blanco (único individuo, entre 1 y 2 años), Quirós (3 años), Pozu La Cigacha (CGLL-050: 3-4 años; CGLL-051: 4-5 años) y Pala Paleira (4-5 años). Se ha representado en una gráfica bivariada la edad frente al  $\delta^{15}\text{N}$  (Figura 11). Además se ha completado con los adultos cuyo sexo era conocido y a modo de comparación, nuestra muestra se ha comparado con la de Mont-Ventoux (Bocherens *et al.*, 2004) mucho más rica en juveniles (Figura 11).

Al estar hablando de colágeno óseo, los valores obtenidos son la media de los últimos años de vida del animal (Schwarcz & Schoeninger, 1991), por lo que es posible que los individuos más jóvenes conserven el efecto de la lactancia, que tiene lugar generalmente durante el primer y segundo año de vida. Por otra parte, se ha descrito un descenso del  $\delta^{15}\text{N}$  cuando los animales desarrollan un crecimiento activo (Hobson & Quirk, 2014).

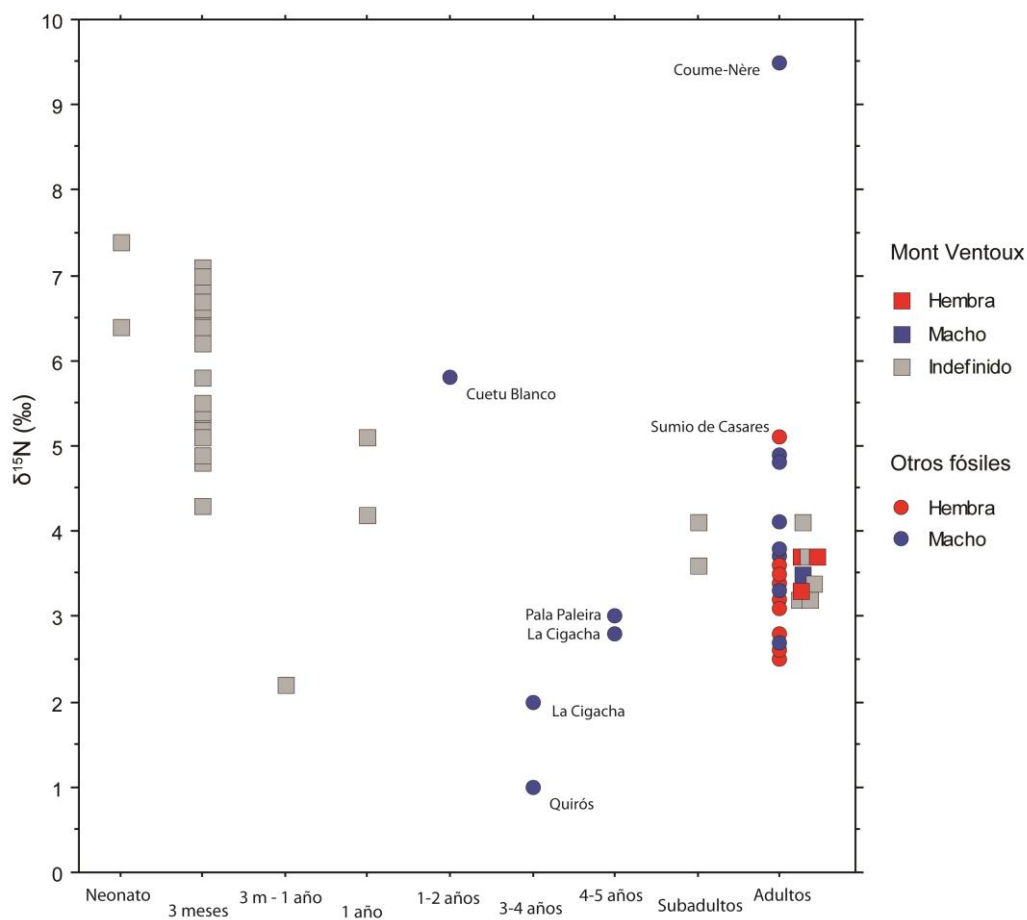


Figura 11. Distintas cohortes de edad y sus valores de  $\delta^{15}\text{N}$ .

Si comparamos solamente los datos de Mont-Ventoux se observa un marcado efecto de la lactancia en las primeras clases de edad y una disminución paulatina del  $\delta^{15}\text{N}$  (salvo en un único individuo de entre 3 meses-1 año, que quizás podría tratarse de una cría huérfana o perdida, ya que a partir de los tres meses debería estar fuera de la cueva), descenso que se produce a partir del año de edad, cuando los jóvenes están en pleno crecimiento y se independizan de su madre. De este modo, el recurso de la leche materna desaparece, a la vez que la búsqueda de alimento por su cuenta, por lo que es posible que la inexperiencia encontrado carroña u otro tipo de materias animales les obligue a alimentarse de una mayor

proporción de materia vegetal, que junto al efecto del crecimiento pueda ser el motivo del descenso observado. Los subadultos de Mont Ventoux de los que no se facilita edad concreta (pero es superior a un año), están al nivel de los adultos de la cueva.

Sin embargo, en grizzlies se registran períodos de cuidado maternal que varían entre 1,5 y 3,5 años (Dahle & Swenson, 2003), mientras que las poblaciones europeas el cuidado maternal se extiende durante unos 18 meses de media, y el destete se produce aproximadamente al año de edad (Camarra, 1989). Es importante, pues, determinar la edad a la que la lactancia concluye y por tanto cesa su efecto trófico. En un estudio sobre la variación de las señales isotópicas de N y C entre osos cavernarios neonatos, juveniles y adultos, Pérez Rama et al (2011) concluyen que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  se estabilizan cuando los individuos alcanzan una talla equivalente al 35% de la de los individuos adultos (calculada en la sección de los huesos largos de las extremidades). Es difícil asignar una edad concreta para esta talla, y tampoco se puede extrapolar directamente este resultado al oso pardo, sin embargo es posible deducir que los individuos más jóvenes de este estudio podrían presentar todavía una señal isotópica registrada durante el período de lactancia.

De los individuos de nuestro estudio que no alcanzan un grado de desarrollo ontogenético completo (Cuetu Blanco, Quirós, dos de La Cigacha y uno de Pala Paleira), sólo el primero de ellos (entre 1 y 2 años) presenta valores más elevados de  $\delta^{15}\text{N}$  que podrían achacarse al efecto de la lactancia, ya sea porque aún era lactante, ya porque su colágeno óseo no se renovó por completo a partir de su dieta de subadulto.

A continuación, los individuos de Cuetu Blanco y uno de La Cigacha, con edades calculadas entre 3 y 4 años, muestran el descenso en  $\delta^{15}\text{N}$  que sería esperable por su edad, al haberse borrado ya el efecto de la lactancia y encontrarse en crecimiento activo.

En el caso de los individuos de Pala Paleira y La Cigacha para los que se calcularon edades entre 4 y 5 años, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  ya se encuentran al mismo nivel que los adultos.

#### *5.4.2.2. Influencia del sexo*

Hay dos posibles causas de variación de las señales isotópicas en los individuos de uno y otro sexo. Por un lado, los cambios fisiológicos que conlleva la reproducción, y por otro el propio comportamiento de los individuos.

La reproducción en los osos sigue un mecanismo particular, pues tras el apareamiento, que tiene lugar aproximadamente entre los meses de mayo y julio (Spady *et al.*, 2007), los óvulos fecundados no se implantan en el útero hasta varios meses después, cuando la hembra ya está hibernando (Friebe *et al.*, 2014). Las crías nacen tras una breve gestación de unos 2 meses, y escasamente desarrolladas, con un peso medio de aprox. 1/720 el de la madre (Brown, 1993), por lo que es poco probable que el esfuerzo de la gestación produzca variaciones isotópicas apreciables. Finalmente, aunque no se ha estudiado en osos, no se ha observado que exista un claro efecto en los isótopos del colágeno óseo de las madres lactantes (Nitsch *et al.*, 2010).

Otra de las diferencias entre sexos es el tamaño del territorio ocupado, que puede influir en los recursos explotados. Los machos, con territorios más grandes (Mace & Waller, 1997), se desplazan más y se encuentran en zonas más bajas más a menudo que las hembras (Hobson *et al.*, 2000), en donde el  $\delta^{15}\text{N}$  de suelos y plantas es más elevado (Mariotti *et al.*, 1980).

En la Figura 11 se observa que los machos adultos, en general, tienen valores más altos de  $\delta^{15}\text{N}$ . En los machos, el valor medio del  $\delta^{15}\text{N}$  es 4,06 ‰ ( $\sigma = 0,71$ ) y del  $\delta^{13}\text{C}$  es -20,12 ‰ ( $\sigma = 0,32$ ), mientras que en las hembras los valores medios son de 3,13 ‰ ( $\sigma = 0,70$ ) y -20,01 ‰ ( $\sigma = 0,30$ ), respectivamente. Diferencias similares (1,0‰ para el N y 0,2 para el C) se encontraron en grizzlies, no así en oso negro americano (*Ursus americanus* L.) donde no se ven diferencias en ninguno de los isótopos (Hobson *et al.*, 2000). En oso cavernario tampoco se observaron diferencias significativas entre adultos de ambos sexos (Pérez-Rama *et al.*, 2011). Es posible que esto tenga relación con unos hábitos más herbívoros tanto en oso cavernario como en oso negro americano en relación al oso pardo.

Los valores de más elevados en machos no indican necesariamente una dieta más carnívora por parte de los machos, pues podrían relacionarse con su explotación de recursos a menores altitudes, que se comentará a continuación. Sin embargo tampoco se puede descartar, ya que las zonas más bajas también tendrían una mayor densidad de ungulados.

#### 5.4.2.3. Influencia de la altitud del territorio

Para testar la influencia de la altitud en el nitrógeno se ha realizado una gráfica bivariada (Figura 12) enfrentando la altitud de las entradas de las cuevas frente al  $\delta^{15}\text{N}$  del colágeno óseo. Aunque los animales no tenían por qué vivir cerca de la cueva en la que murieron, la altitud de la cueva puede dar una idea sobre donde se situaba su territorio. La influencia del suelo en el resto de la cadena trófica en cuanto al  $\delta^{15}\text{N}$  es importante, ya que en zonas más altas o más frías la producción del suelo es menor y su  $\delta^{15}\text{N}$  también (Amundson *et al.*, 2003). Animales que se alimenten en zonas más altas, verán esto reflejado en los isótopos del colágeno. Por ejemplo, en hábitats alpinos, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de ungulados modernos descienden 1,1‰ por cada 1000 m de elevación (Männel *et al.*, 2007).

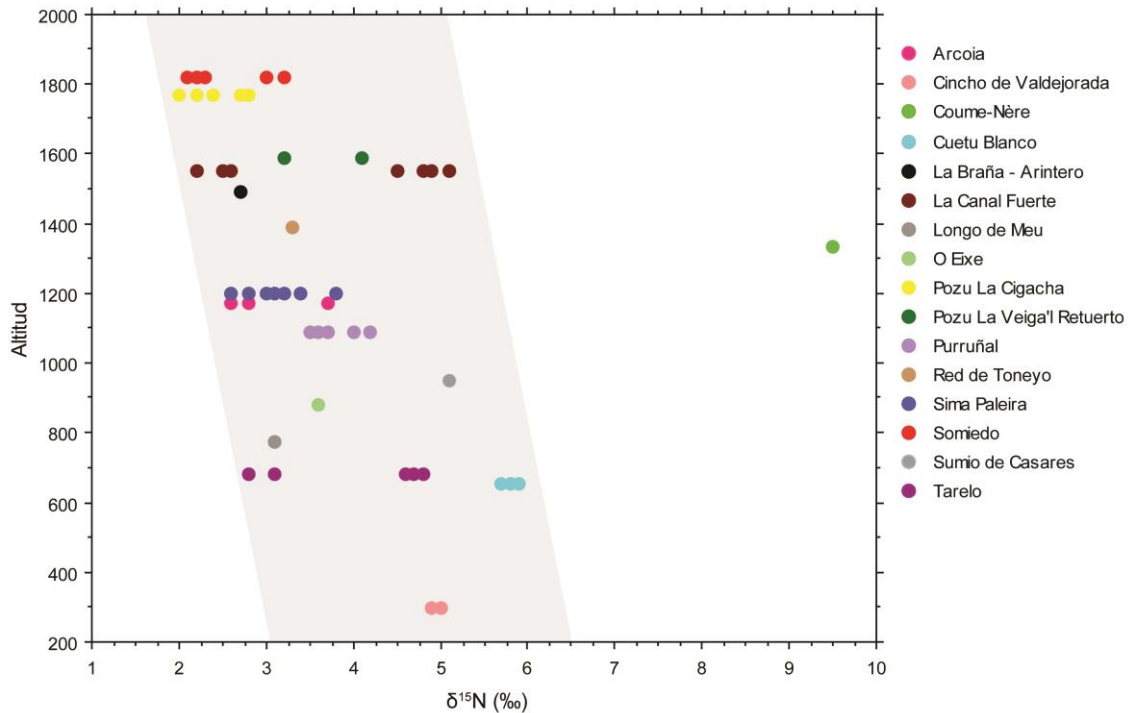


Figura 12. Altitud de las cuevas frente al  $\delta^{15}\text{N}$

En la figura 12 se observa que la relación entre el  $\delta^{15}\text{N}$  y la altitud de la entrada de la cueva no es directa y los valores se mueven dentro de un rango amplio. A pesar de eso, se distingue cierta tendencia, correspondiendo los valores más bajos de  $\delta^{15}\text{N}$  a los de las cuevas más altas, existiendo una diferencia de más de una unidad (‰) entre el  $\delta^{15}\text{N}$  más alto de Somiedo y el de Cincho de Valdejorada. Al ajustar una recta a esta nube de puntos, se obtiene un  $R^2$  de 0,456 ( $\delta^{15}\text{N} = 5,487 - 0,008 \times \text{Altitud}$ ). Esto supone un descenso en el  $\delta^{15}\text{N}$  de 2,5‰ por cada 1000 m de altitud, valor más elevado que el calculado por Männel *et al.* (2007) en ungulados alpinos, por lo que podemos suponer que no es sólo la altitud la que produce las variaciones observadas. Como ya comentamos, hay distintos factores que influyen en estos resultados como la edad o la amplitud del territorio, pero parece que la altitud de la cueva tiene cierto peso en los valores isotópicos, y también indica que la cueva en la que se hallaron los restos, en general, se situaría dentro del área principal de alimentación.

#### 5.4.3. Evolución en el tiempo de las señales isotópicas

El Cuaternario fue una época de cambios climáticos extremados que pudieron influir en los valores isotópicos de tres formas distintas:

- Cambiando la base de la cadena trófica, es decir haciendo que el  $\delta^{15}\text{N}$  de partida fuera menor debido a las menores temperaturas.
- Provocando un cambio de dieta en el oso, al hacerse más carnívoro debido a una mayor escasez de vegetales o competencia directa con otras especies como el oso de las cavernas (Münzel *et al.*, 2014).

- Induciendo una hibernación más larga, lo que provoca que los nutrientes se reciclen más veces y por lo tanto las proteínas sufran más fraccionamientos con su consiguiente elevación del  $\delta^{15}\text{N}$  (Fernández-Mosquera *et al.*, 2001).

El objetivo de este apartado es el de observar si la dieta del oso pardo se ha visto influida por estos cambios climáticos. Se comparará también lo que sucede en la población cantábrica con la de otras de Europa, para saber cómo afectaron estos cambios climáticos globales y saber si existe alguna tendencia general relacionada con los cambios climáticos del pasado.

#### 5.4.3.1. Los osos de la Península Ibérica

##### a) Variación de los valores de Nitrógeno

Se ha realizado una gráfica bivariada del  $\delta^{15}\text{N}$  de los osos pardos y otros herbívoros contemporáneos a lo largo del tiempo, y se le ha añadido una curva climática de isótopos de oxígeno (Andersen *et al.*, 2004). De esta forma se puede observar la evolución de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del oso pardo del Norte de la Península Ibérica. A modo de comparación, se han añadido también los datos de los herbívoros disponibles. Se ha separado el Holoceno del Pleistoceno para una mejor visión de la gráfica.

En el Holoceno se observa que la mayor parte de datos se concentran en torno a los 7.000-10.000 años calBP. El valor excepcionalmente elevado de Coume-Nère no parece haber sido producto de variaciones en el clima con respecto a los otros osos, si no, como ya se ha comentado, por una dieta más carnívora. Por otra parte, no se observa un cambio en el  $\delta^{15}\text{N}$  con respecto al aumento de temperatura a inicios del Holoceno. El individuo de Quirós, el más reciente, tiene un  $\delta^{15}\text{N}$  muy bajo, pero quizás sea efecto de la caquexia que presentaba, que se discutirá más adelante, y/o el efecto del crecimiento que hace que el  $\delta^{15}\text{N}$  disminuya cuando dejan de ser lactantes (Hobson & Quirk, 2014).

Según nos acercamos al presente, los datos son más escasos, sin embargo siguen la misma línea que los valores Holocenos más antiguos. Ya no se ven esos valores más altos, los cuales pueden deberse a otros factores que no sean directamente climáticos como la relegación de los osos a zonas de mayor altitud debido a la competencia con los humanos. Los animales herbívoros de comparación (ciervo, cabra montesa, ovicáprido) van a la par con los osos pardos cantábricos e incluso los superan, lo que también apoya la hipótesis de que estos osos eran eminentemente herbívoros.

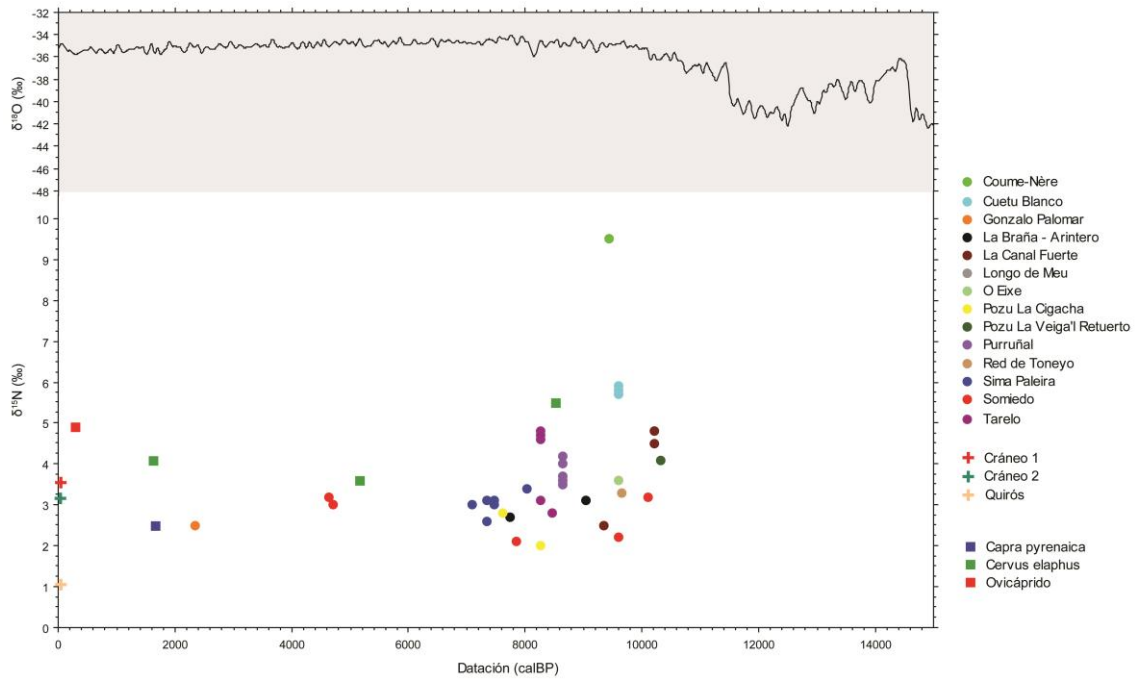


Figura 13. Gráfica bivariada del  $\delta^{15}\text{N}$  frente al tiempo, junto a la curva climática de  $\delta^{18}\text{O}$ .

Ya en el Pleistoceno, el individuo de Sumio de Casares pertenece a una época fría, lo que puede provocar que hiberne más tiempo, y por lo tanto su  $\delta^{15}\text{N}$  sea más alto, o que en su dieta añada más materia animal. Está muy lejos del nivel de carnivorismo de Coume-Nère y solo es una variación de grado, siendo también un animal principalmente herbívoro, como el resto de osos fósiles cantábricos. Los otros valores Pleistocenos, en cuanto al nitrógeno siguen la misma línea que los osos Holocenos, y también quedan a la par de los otros herbívoros de comparación, todos procedentes de Arcoia. Teniendo en cuenta los valores registrados por los osos de Arcoia, de ambas especies, no parece que el oso pardo y el oso de las cavernas compitiesen por alimentos, ya que su dieta parece ser muy semejante, e incluso el oso pardo tiene valores de  $\delta^{15}\text{N}$  menores.

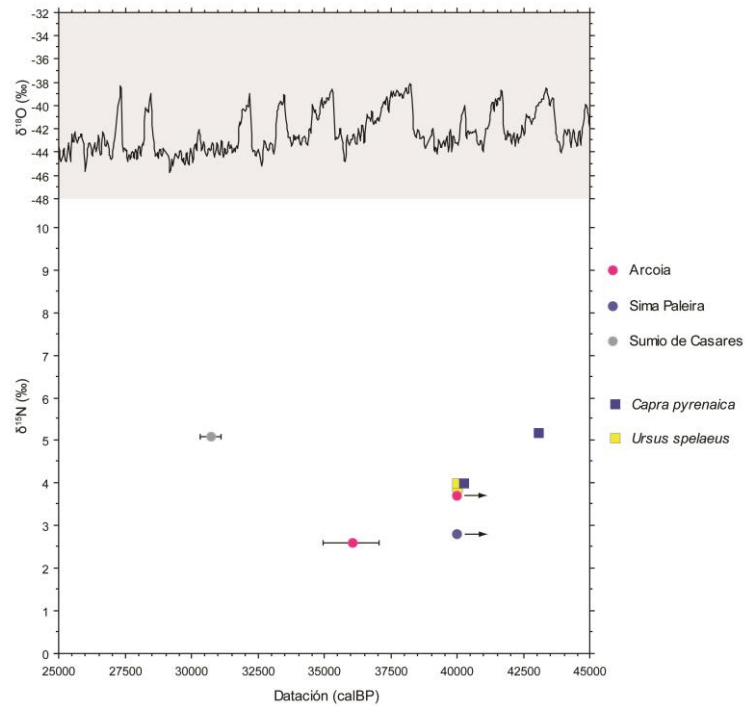


Figura 14. Gráfica biviada de  $\delta^{15}\text{N}$  frente al tiempo, junto a la curva climática de  $\delta^{18}\text{O}$ .

#### b) Variación de los valores de Carbono

Al igual que con el Nitrógeno, se representa en una gráfica biviada el  $\delta^{13}\text{C}$  de los osos pardos y otros herbívoros a lo largo del tiempo, comparándolo con la curva climática de isótopos de oxígeno (Andersen *et al.*, 2004). Se ha separado el Holoceno del Pleistoceno para una mejor visión de la gráfica.

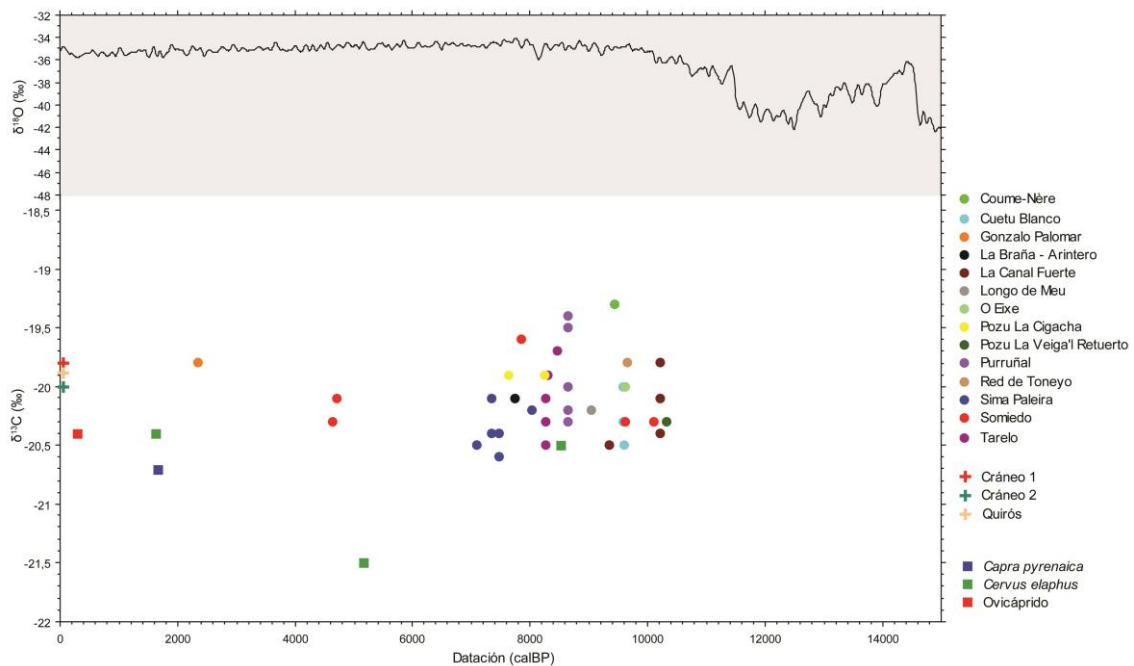


Figura 15. Gráfica biviada de  $\delta^{13}\text{C}$  frente al tiempo, junto a la curva climática de  $\delta^{18}\text{O}$ .



No se observa ninguna tendencia relacionada con la cronología. Los osos pardos se agrupan todos en un rango de  $\delta^{13}\text{C}$  que va desde -19,5 a -20,5. Los herbívoros lo hacen en la parte más negativa de la distribución de los osos, a excepción del ciervo de Cuetu Blanco, que tiene un valor más negativo ya que la cueva de la que procede es de una zona de poca altitud, además del posible efecto “canopy”.

En el Pleistoceno, los osos de las cavernas y las cabras tienen valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más negativos que los osos pardos. En general el oso de las cavernas parece tiene un  $\delta^{13}\text{C}$  que centrado en -21, mientras que el oso pardo en -20. Estas diferencias se podrían deber, entre otras cosas, a una dieta diferente o diferente hábitat, por ejemplo, zona boscosa y baja para el oso de las cavernas y zona alta, más escarpada y desprovista de arbolado para el oso pardo.

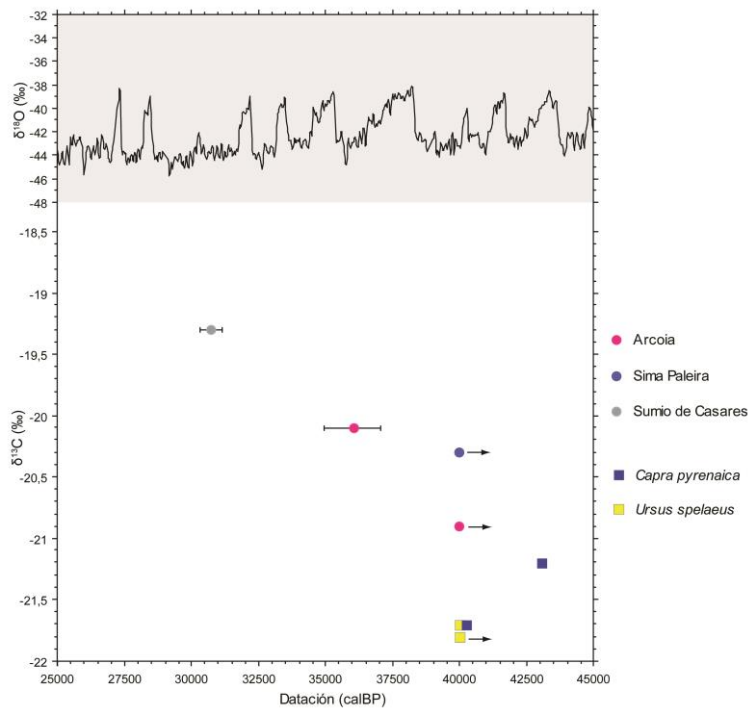


Figura 16. Gráfica bivariada del  $\delta^{13}\text{C}$  frente al tiempo, junto a la curva climática de  $\delta^{18}\text{O}$ .

#### 5.4.3.2. Comparación con otros osos fósiles de otras poblaciones

Se han comparado los datos cantábricos y pirenaicos de este trabajo con otros de la bibliografía, tanto fósiles como actuales, con la condición de que se trate de adultos y los análisis se hayan realizado en colágeno óseo. Los datos se encuentran en la Tabla 7 y sus estadísticos en la Tabla 8.

Tabla 7. Datos isotópicos de otras poblaciones de oso pardo eurpeas.

Sitio	Región	Sigla	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	Datación (Calibrada) / Época	Bibliografía
ALPES						
Dangstetten	S Alemania	UR 1	3	-20,5		Münzel <i>et al.</i> (2014)
Neue Laubenstein-	Chiemgau	UAA-5	1,9	-19,2	10140 ± 50 (11775 ± 172)	Döppes <i>et al.</i> (2008)

Bärenhöhle	(Alemania)	UAA-15	0,0	-18,5	11872 ± 92 (13784 ± 161)	
Pestenacker	Bavaria (Alemania)	459	6,7	-20,5	Late Neolithic ‘Altheimer culture’ (c. 3800–3300 BC)	Bösl <i>et al.</i> (2006)
		Pe Hu 274	6,1	-20,1		
		Pe Hu 408	5,9	-20,4		
		527	7,0	-20,9		
Schlüssellochhöhle	Chiemgau (Alemania)	UAA7	5,2	-18,7	10055 ± 33 (11585 ± 152)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Allander Tropfsteinhöhle	Wienerwald (Austria)	UAA-1	5,1	-19,6	8920 ± 80 (10026 ± 132)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Bärenkammer	Baja Austria (Austria)	H83-47-1	3,7	-20,6	1466 ± 22 (1355 ± 22)	Münzel <i>et al.</i> (2014)
Bärenloch	Austria	H86-178-1	3,4	-20,9	1985 ± 35 (1942 ± 38)	Münzel <i>et al.</i> (2014)
Brunnenshacht	Austria	H77-18-2	2,9	-20,0	2877 ± 23 (3011 ± 39)	Münzel <i>et al.</i> (2014)
Feistringsteinhöhle	Hochschwab (Austria)	UAA-14	1,7	-20,1	2935 ± 25 (3099 ± 50)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Gemsenhöhle	Lunz (Austria)	UAA-25	3,0	-20,5	3130 ± 35 (3354 ± 38)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Laufenbergloch	Bad Ischl (Austria)	UAA-2	1,3	-20,3	9810 ± 70 (11241 ± 51)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Notentalhöhle	Gaming (Austria)	UAA-16	3,7	-20,1	5325 ± 40 (6107 ± 71)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Ramesch	Austria	SP-323- (163)	3,5	-20,4	47420	Bocherens <i>et al.</i> , (2011)
		SP-323- (221)	2,5	-21,1		
		SP-323- (477)	3,4	-20,7		
		SP-323- (531)	2,9	-18,4		
		SP-323- (603)	3,6	-20,5		
		SP-323- (456) fr733658	2,5	-18,5		
Schoberbergschacht	Lower Austria (Austria)	H89-27-1	0,9	-21,2	821 ± 21 (730 ± 21)	Münzel <i>et al.</i> (2014)
Wildes Loch	Greibenzen (Austria)	UAA-4	2,6	-20,1	1210 ± 30 (1137 ± 45)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Wolffhöhle	Totes Gebirge (Austria)	UAA-3	1,9	-20,3	6615 ± 45 (7512 ± 43)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Bärengaben, Hinter Silberer	Muotathal (Suiza)	UAA-12	3,4	-21,2	4135 ± 50 (4686 ± 99)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
		UAA-11	0,2	-20,9	3275 ± 50 (3510 ± 56)	
Bärenhöhle am Stoos	Muotathal (Suiza)	UAA-9	2,2	-19,8	5260 ± 65 (6060 ± 96)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
Höhle 92/2	Muotathal (Suiza)	UAA-10	2,7	-19,0	9700 ± 80 (11036 ± 152)	Döppes <i>et al.</i> (2008)
BALCANES						
Albania	Albania		8,7	-19,8	Actual	Bocherens <i>et al.</i> (1994)
Kouphovouno	Sparta (Grecia)	G1-2000	8,3	-19,7	Neolítico (5800-5000 cal. BC)	Vaiglova <i>et al.</i> (2014)
Vlasac	Danube Gorges (Serbia)	m18?, sonda A	8,2	-20,5	Neolítico (10240±120 - 8000±100 BP)	Boric <i>et al.</i> (2004)
BÁLTICO						
Šventoji 3	Lituania	48	4,5	-21,4	Early Subboreal (5000-4000)	Antanaitis-Jacobs <i>et al.</i> (2009)
Ventoji 6	Lituania	53	4,4	-20,9	Subboreal (5000-2500)	Antanaitis-Jacobs <i>et al.</i> (2009)
Žemaitiškė 3B	Lituania	86	5,0	-20,7	Late Atlantic (6700-5000)	Antanaitis-Jacobs <i>et al.</i> (2009)
CÁUCASO						
Velikent	SE Dagestan (S Rusia)	VeA24/II	10,8	-18,6	Late Atlantic (6700-5000)	Antanaitis-Jacobs <i>et al.</i> (2009)
ESCANDINAVIA						
Korsnäs	Suecia	KOR34	3,9	-20,2		Fornander <i>et al.</i> (2008)
		KOR35	3,8	-20,0	4145 ± 40 (4699 ± 90)	
FRANCIA ATLÁNTICA						
Jonzac	Charente-Maritime (Francia)		9,2	-21,1	Nivel 7 (± 36000 años)	Richards <i>et al.</i> (2008)
ISLAS BRITÁNICAS						

Carsington Pasture Cave	Derbyshire (Inglaterra)		5,8	-18,9	12143 ± 46 (14173 ± 232)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
Conistone Dib Cave	Grassington, N Yorkshire (Inglaterra)		6,1	-19,3	11655 ± 45 (13543 ± 132)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Goat's Hole	Paviland (Inglaterra)	NMW 24.94/39	11,1	-18,8	29300 ± 480 (33633 ± 470)	Jacobi & Higham (2008)
Gough's Cave	Somerset (Inglaterra)	M13793	4,2	-19,7		Stevens <i>et al.</i> (2010)
Kinsey Cave	Giggleswick, N Yorkshire (Inglaterra)	KYC-2	5,2	-18,8		Edwards <i>et al.</i> (2014)
Raven Scar Cave	Ingleton, N Yorkshire (Inglaterra)		0,8	-21,6	12465 ± 65 (14869 ± 293)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Sewell's Cave	Settle, N Yorkshire (Inglaterra)	(a)	5,2	-19,0	9000 ± 40 (10195 ± 26)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
		(b)	6,1	-18,5	11690 ± 45 (13577 ± 135)	
Victoria Cave	Settle, N Yorkshire (Inglaterra)	VC-221	5,2	-18,9	10080 ± 55 (11644 ± 190)	Edwards et al. (2014)
		VC-226	4,7	-19,0	9594 ± 40 (10949 ± 124)	
		VC-223	7,6	-18,9	12520 ± 50 (14848 ± 291)	
		VC-246	5,9	-19,0	12250 ± 55 (14322 ± 262)	
Castlepook Cave	Cork (Irlanda)	F21141	5,9	-19,7	33310 ± 770 (38371 ± 1630)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
		F21148	6,0	-20,2	37870 ± 1270 (42546 ± 993)	
		F21751	6,5	-20,0	32648 ± 245 (37183 ± 695)	
Edenvale Cave	Clare (Irlanda)	F21750	6,1	-19,9	10495 ± 51 (12431 ± 174)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
Newhall Cave	Edenvale, Clare (Irlanda)	F21752	9,4	-18,5	9946 ± 53 (11419 ± 125)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
Plunkett Cave	Kesh Corran, Sligo (Irlanda)	F21119	6,7	-17,8	11920 ± 85 (13374 ± 126)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
		F21748	6,5	-17,9	11460 ± 57 (13374 ± 126)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
Poll na mBéar Cave	Leitrim (Irlanda)	F21455/43	4,6	-21,7	2956 ± 33 (3137 ± 58)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
Polldownin Cave	Sligo (Irlanda)	F21439/85	4,6	-21,1	4136 ± 37 (4693 ± 92)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
Red Cellar Cave	Limerick (Irlanda)	F21104	7,0	-21,2	10650 ± 100 (12569 ± 152)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
		F21749	6,8	-21,4	8719 ± 48 (9694 ± 88)	
Shandon Cave	Waterford (Irlanda)	F21160	7,2	-18,7	32430 ± 670 (36926 ± 1029)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
		F21753	7,6	-19,1	28390 ± 177 (32784 ± 343)	
ITALIA						
Grotta d'Ernesto	Trento (Italia)	UAA-8	1,3	-19,2	11900 ± 200 (13910 ± 312)	Döppes et al. (2008)
JURA DE SUABIA						
Buttentalhöhle	Alemania	-	4,7	-18,7	Post LGM	Bocherens et al. (2011a)
Geißenklösterle	Alemania	110/312	8,3	-19,5	30560 ± 180 (34673 ± 245)	Bocherens et al. (2011a)
		89/527	9,1	-19,3	30320 ± 190 (34462 ± 168)	Münzel et al. (2011)
Hohle Fels	Alemania	HF92-58(219)	4	-19,3	13170 ± 50 (16095 ± 388)	Münzel et al. (2011)
		77/195	7,3	-19,3	28330 ± 140 (32725 ± 319)	Bocherens et al. (2011a)
		79/2695	8,1	-19,4	29830 ± 170 (34151 ± 198)	
		65/1049	9,6	-19,4	27850 ± 130 (32370 ± 280)	Münzel et al. (2011)
Schussenquelle	Alemania	Inv:4815.1	3,3	-20,6	Post LGM	Bocherens et al. (2011a)
		Inv:4815.2	2,8	-20,3	Post LGM	
MAR NEGRO						
Molukhov Bugor	Ukrania		7,0	-18,9	Neolítico (5480 - 4580)	Lillie <i>et al.</i> (2011)
PAÍSES BAJOS						
Goyet	Ardennes (Bélgica)	Goyet-A3-29 2788-8	9	-19,1	Pre-LGM (28.000-40.000)	Bocherens et al. (2011a)
		Goyet-B4-33 G3.4.82	8,9	-19,9	Pre-LGM (28.000-40.000)	
		Goyet-B4-35 2745-33	4,6	-20	Pre-LGM (28.000-40.000)	
		Goyet-B4-36	4	-20,3	Pre-LGM (28.000-40.000)	

		g3.4.400				
		Goyet-B4-37 g3.4.401	6,2	-19,8	Pre-LGM (28.000-40.000)	
Scladina	Bélgica	SC86 87	4,8	-18,6	Eemian interglacial	Bocherens <i>et al.</i> (1999)
		SC84 18 (E10)	4,7	-22,0	Eemian interglacial	
PIRINEOS						
Pirineos	Francia		5,2	-20,4	Actual	Bocherens et al. (1994)
			6,6	-20,2	Actual	Bocherens et al. (1994)
			6,9	-20,2	Actual	Bocherens et al. (1994)
PROVENZA						
Mont Ventoux	Francia	MV4-[3]	3,7	-19,7		Bocherens et al. (2004)
		MV4-[6]	4,1	-19,6		
		MV4-[4]	3,5	-19,4		
		MV4-[8]	3,7	-19,4		
		MV4-[1]	3,7	-19,3	1790 ± 55 (1718 ± 79)	
		MV4-[2]	3,3	-19,3		
		MV4-[5]	3,4	-19,3		
		MV2-[2]	3,2	-19,0		
	MV2-[1]	3,2	-18,9			

Tabla 8. Estadísticos de las poblaciones europeas.

	N	Media		Desviación típica	
		$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
Alpes	29	3,2	-20,1	1,8	0,8
Balcanes	3	8,4	-20,0	0,3	0,4
Báltico	3	4,6	-21,0	0,3	0,4
Cáucaso	1	10,8	-18,6	-	-
Escandinavia	2	3,9	-20,1	0,1	0,1
Francia atlántica	1	9,2	-21,1	-	-
Islas británicas	17	5,6	-19,6	2,0	1,0
Islas británicas - Polar	8	7,2	-19,3	1,0	1,4
Italia	1	1,3	-19,2	-	-
Jura de Suabia	9	6,4	-19,5	2,6	0,6
Mar Negro	1	7,0	-18,9	-	-
Países Bajos	7	6,0	-20,0	2,1	1,1
Pirineos	4	7,1	-20,0	1,8	0,5
Provenza	9	3,5	-19,3	0,3	0,3
Cantábrico	78	3,5	-20,1	1,1	0,3
Total	173				

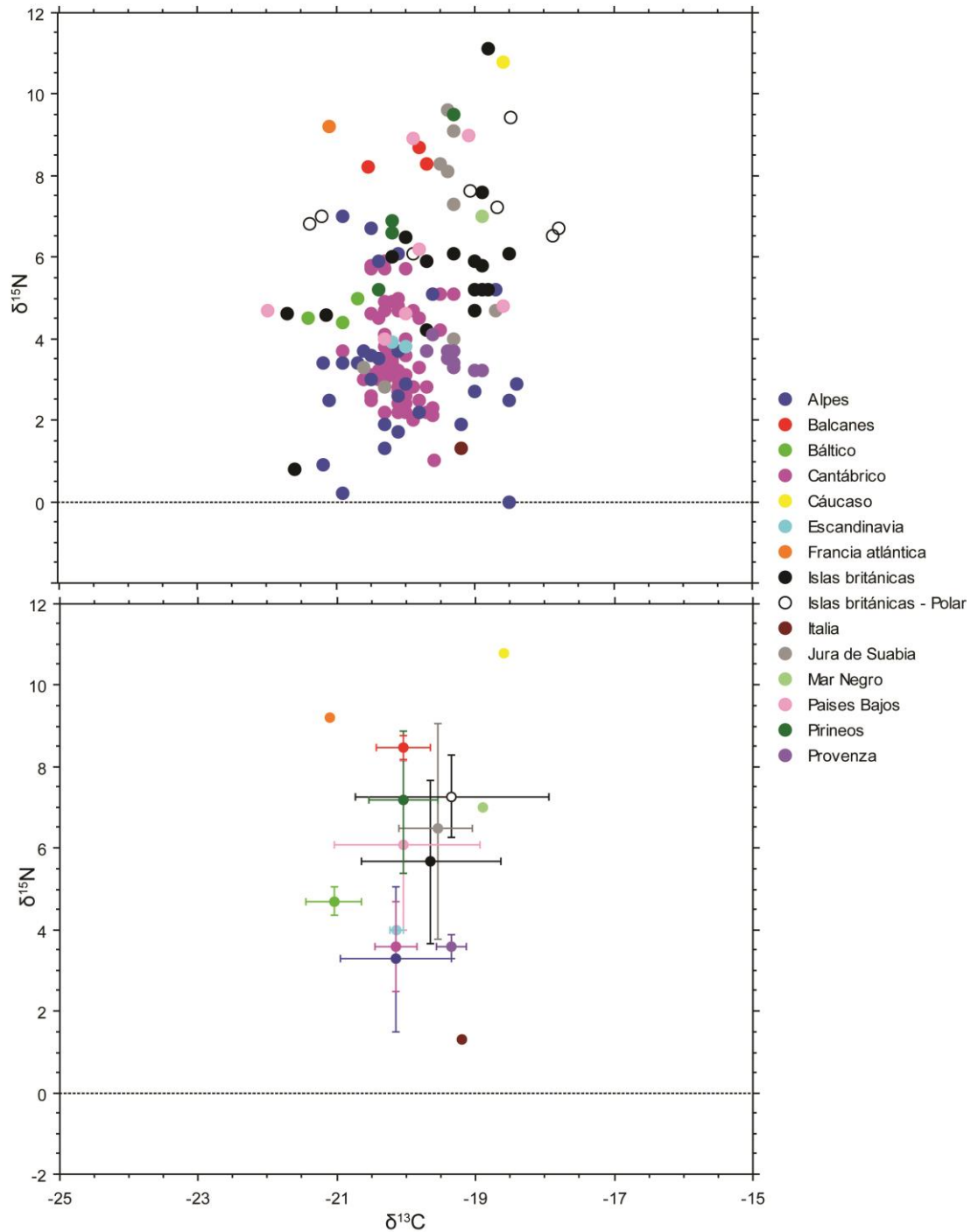


Tabla 3. Fósiles y actuales europeos

No es aconsejable extrapolar los valores de un individuo a los de toda la población, por lo que obviaremos los valores de Italia, Cáucaso y Francia Atlántica, sin embargo, cabría comentar que el dato italiano es similar a los de los Alpes y Cantábricos. El de la Francia atlántica, a pesar de tener un  $\delta^{15}\text{N}$  bastante alto, tiene un  $\delta^{13}\text{C}$  más negativo que lo que correspondería con un nivel trófico de carnívoro. Puede que haya cuestiones ambientales o de la propia dieta que estén influyendo aquí más que el carnivorismo. Otro dato con solo un representante es el del Cáucaso, que parece claramente un individuo carnívoro. Por último, el valor del Mar Negro también parece indicar que se trata de un individuo que incluye bastante

materia animal en su dieta, sin llegar a ser un carnivorismo tan acusado con el individuo del Cáucaso. Se encuentra al nivel de los osos de las islas británicas.

Los osos de los Alpes son los más similares a los Cantábricos, aunque presentan algunos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más bajos. La mayor altitud media de la zona puede provocar diferencias a desde la base de la cadena trófica, al correlacionarse negativamente la altitud con los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en los suelos debido a la menor productividad causada por las temperaturas más bajas. En el  $\delta^{13}\text{C}$ , los osos alpinos presentan mayor amplitud.

Los osos de los Balcanes presentan elevados valores de  $\delta^{15}\text{N}$ , sin embargo el  $\delta^{13}\text{C}$  no es tan poco negativo como debería corresponder con el nivel trófico que parecen ocupar. Algo semejante ocurre con los osos de las cavernas de Rumanía que también tienen elevados valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y con  $\delta^{13}\text{C}$  más negativo que el resto de osos de las cavernas (Richards et al., 2008a; Robu et al., 2013). Aunque los autores de estos estudios propusieron que estos osos eran omnívoros, el  $\delta^{13}\text{C}$  no parece apoyar esta idea (Bocherens et al., 2014). Es posible que estos valores vengan determinados por algún otro parámetro ambiental que por el momento se desconoce. Algo semejante podría estar ocurriendo con el oso de Jonzac (Francia Atlántica).

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de Escandinavia son bastante bajos, quedando dentro de la distribución de los osos cantábricos o los alpinos. El problema en este caso es la escasez de datos, ya que solo disponemos de datos de un sitio arqueológico del sur de Suecia en donde los animales son del Holoceno, quizás sean ambos de una época próxima que ronde los 4000 años de antigüedad, y en la que el efecto de la hibernación no debería de ser muy grande. En este caso nos encontramos ante animales bastante herbívoros.

Se ha separado en las Islas Británicas los individuos cuyo ADNmt indicaba que pertenecían al clado 2, el de los osos polares. De media se sitúan por encima de los pertenecientes al clado 1, sin embargo, hay valores de este clado muy similares a los de los clado 2. El individuo cuyo  $\delta^{15}\text{N}$  es el mayor, y con gran diferencia además, no ha sido secuenciado, por lo que quizás podría pertenecer al grupo de los osos polares.

Jura de Suabia es la zona con mayor variabilidad del  $\delta^{15}\text{N}$ . Es una zona más baja que la de los Alpes, por lo que estos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos podrían venir determinados por los valores propios de la zona. Se diferencian dos grupos, los osos anteriores al último máximo glacial, y los posteriores, siendo los primeros animales carnívoros y los segundos bastante herbívoros. La hipótesis que se ha lanzado sobre esta diferencia es debido a que los anteriores al último máximo glacial tendrían que competir con los osos de las cavernas por lo que para no hacerlo ocuparon el nicho de carnívoros (Bocherens et al., 2011a; Münzel et al., 2011). Quizás haya algo más que el simple cambio de rol en el ecosistema, ya que en los fósiles de Galicia coetáneos con los osos de las cavernas no se aprecia ningún tipo de carnivorismo y los datos entran dentro de la variabilidad que luego se observa en el Holoceno. Otra posible explicación a lo que sucede en Jura de Suabia es que estemos ante dos poblaciones diferentes con hábitos diferentes.

La mayor variabilidad parece estar en los Países Bajos. El problema es que estos individuos no están datados por métodos radiométricos y sus edades pueden ser muy

variables, por lo que además de representar posibles dietas diferentes, también representan distintas épocas que pueden condicionar los valores isotópicos.

Los valores de la Provenza provienen todos de la cueva de Mont Ventoux. En cuanto a su  $\delta^{15}\text{N}$ , entran dentro de la distribución de los alpinos y cantábricos.

Si comparamos estos datos con los de la curva climática N-GRIP (Andersen *et al.*, 2004), obtenemos las siguientes gráficas:

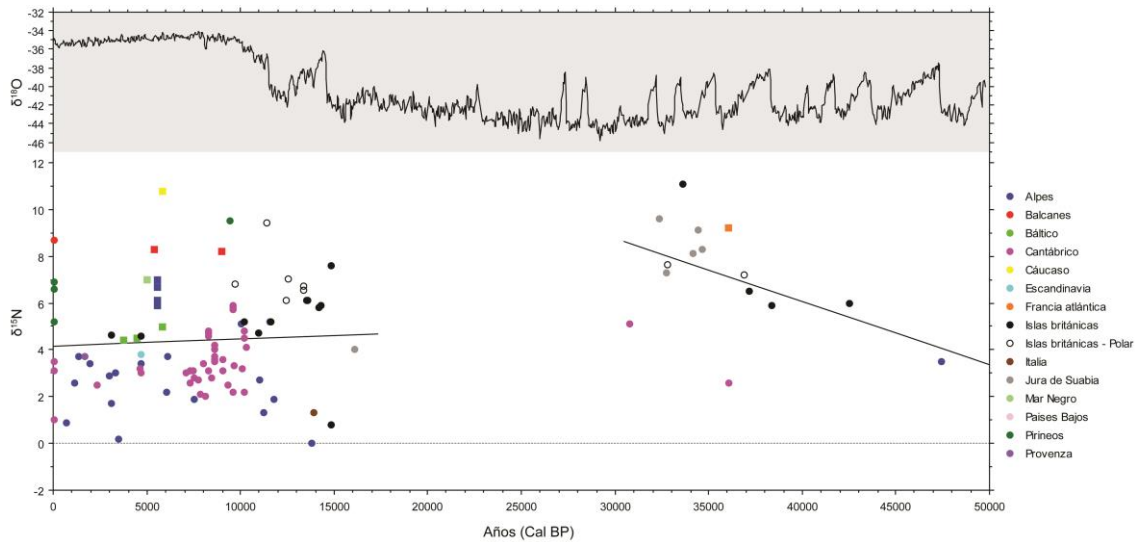


Figura 17.  $\delta^{15}\text{N}$  a través del tiempo. En círculo se representan las dataciones por  $^{14}\text{C}$  y en cuadrados las dataciones arqueológicas

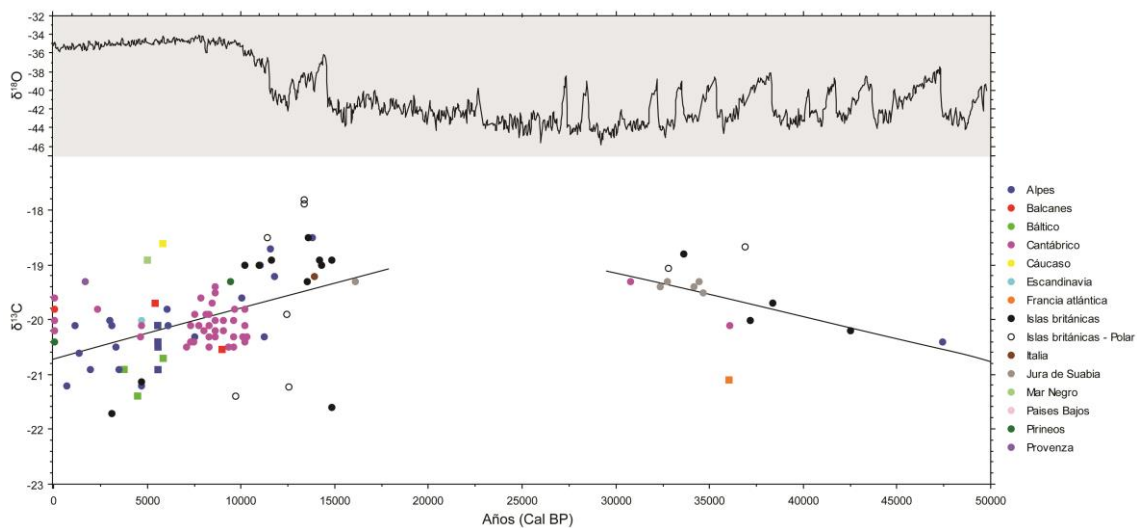


Figura 18.  $\delta^{13}\text{C}$  a través del tiempo. En círculo se representan las dataciones por  $^{14}\text{C}$  y en cuadrados las dataciones arqueológicas. Los datos de los osos actuales cantábricos no están corregidos, a excepción del oso de Quirós.

En el Holoceno no se observa ninguna tendencia para el  $\delta^{15}\text{N}$  relacionada con el clima, si no una nube de puntos. El  $R^2$  de la recta es tan solo de 0,03. En el Pleistoceno se ajustan un poco mejor los datos a una recta, aunque tampoco llega a ser significativo: el valor de  $R^2$  es de 0,254.

Como ya se ha mencionado, hay factores como la latitud y la longitud que pueden estar afectando en este caso. En general, los osos más norteros, como los osos ingleses o los de Jura de Suabia, se sitúan por encima de los ibéricos en la gráfica.

La altitud también influye, y así los datos de  $\delta^{15}\text{N}$  de los Alpes son en general más bajos que los cantábricos, lo que se puede deber a que tiene una mayor altitud media que el Macizo Cantábrico, es decir, que además de que los picos sean más altos, los valles están situados a mayor altitud, por lo que la influencia de la altura será más patente ya que los osos no pueden acceder a zonas más bajas. Una excepción a esto son los osos de Pestenacker que proceden de un yacimiento arqueológico que no se sitúa en la zona de influencia montañosa, sino que es de una zona más baja, reflejando así valores más altos de  $\delta^{15}\text{N}$  que no significan necesariamente una dieta más carnívora.

El posible cambio de dieta también es otro factor a tener en cuenta. Los datos de Jura de Suabia pre-LGM colocan a esos osos como carnívoros en comparación con los post-LGM de la misma zona, achacándolo a la competencia con el oso de las cavernas (Bocherens *et al.*, 2011a; Münzel *et al.*, 2011). No es descartable, pero todo indica que podría ser un efecto local, ya que al menos en Galicia, donde el oso pardo también convive con el oso de las cavernas, no parece que haya existido ningún cambio de dieta pre y post LGM. Otras posibilidades es que haya habido una sustitución de poblaciones (de hecho pertenecen a distintos clados según su ADNmt) con distintos hábitos alimenticios, o que sea un efecto de una hibernación más larga. La tendencia que se observa, aunque no es definitiva, es la de un aumento en el  $\delta^{15}\text{N}$  conforme va disminuyendo la temperatura y se va acercando el LGM. Parece una tendencia global, y quizás sea una mezcla de ambos factores, relacionados con el clima: hibernación más larga, como se propuso para el oso de las cavernas (Fernández Mosquera *et al.*, 2001) y un mayor grado de carnivorismo al enfriarse el clima y disminuir los recursos vegetales. Sin embargo, los datos son todavía escasos y sería necesario ampliar el número de muestras en cada región para comprobar si esta tendencia existe realmente.

Para el  $\delta^{13}\text{C}$  sí que se observa una cierta tendencia en el Holoceno, paralela a los cambios climáticos producidos por el aumento de temperatura. El  $R^2$  de esta recta es de 0,208. Es un mejor ajuste que con el nitrógeno, aunque tampoco es demasiado bueno, pero sí parece que existe cierta influencia. En el Pleistoceno también parece que hay otra pequeña tendencia, comparable con la del  $\delta^{15}\text{N}$ . El  $R^2$  de la recta es de 0,291. Se puede vislumbrar cierto aumento del  $\delta^{13}\text{C}$  a media que nos acercamos al presente, pero nuevamente son pocos los datos.

En el Holoceno se podría acusar este empobrecimiento del  $\delta^{13}\text{C}$  por el “efecto canopy” al aumentar la cobertura vegetal. Otra explicación es que durante el MIS1 se produjo un paulatino aumento en la concentración atmosférica de  $\text{CO}_2$  (Stevens & Hedges, 2004). El incremento en la presión parcial de  $\text{CO}_2$  que esto conlleva provoca en las plantas una disminución del  $\delta^{13}\text{C}$  que luego pasaría a los animales a través de la dieta (Heaton, 1999; Stevens & Hedges, 2004).

Las diferencias observadas entre los distintos fósiles no vienen determinadas por variaciones en la dieta particular, sino por la variación de los valores basales de ambos isótopos en el ecosistema, provocados por el atemperamiento climático. Sin embargo en el



caso del oso pardo, un animal omnívoro, estas variaciones serán más acusadas si en su dieta consume más o menos materia animal.

## **5.5. Casos particulares de individuos patológicos**

Los úrsidos, y en este caso los osos pardos, presentan patologías (Pinto Llona & Etxebarria, 2001; Pinto Llona *et al.*, 2005) muy semejantes a las del resto de mamíferos incluidos los humanos. En este apartado, lo que queremos demostrar es que además de tener en cuenta los factores ambientales, el metabolismo propio de la especie y la edad del individuo, hay que ser cauteloso a la hora de trabajar con especímenes con patologías (Katzenberg & Lovell, 1999) aunque no estemos directamente trabajando con huesos patológicos como ha sido en este caso.

### **5.5.1. El oso de Purruñal**

Para realizar este apartado se han comparado restos óseos procedentes de dos individuos diferentes, ambos de la Sierra de O Courel (Lugo, Galicia) y de edad holocena. El primero, y objeto principal de estudio, procede de la cueva de Purruñal. El segundo, y que hemos utilizado a modo de control, de la cueva de Pena Paleira. Las patologías en el individuo de Purruñal se reconocen a simple vista y afectan principalmente a las epífisis de huesos largos, carpo y tarso, vértebras, escápula, pelvis y mandíbula, pero no a los restos analizados (costillas). En la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.** se pueden observar algunas de las patologías y las zonas en las que se han encontrado.

En total se han analizado isotópicamente 6 restos óseos por individuo. En el caso de Purruñal, 3 de ellos proceden de la bibliografía (Vila Taboada *et al.*, 1999) aunque el método y el laboratorio empleado han sido los mismos. Para la extracción del colágeno óseo se siguió el procedimiento ya descrito.

Los resultados del análisis isotópico se encuentran en la **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**, donde la relación C/N es del 3,1-3,2, lo que nos indica que el colágeno estaba bien preservado. La desviación estándar del  $\delta^{13}\text{C}$  para el oso de Purruñal es de 0,369 y para el oso de Pena Paleira de 0,082, mientras que la del  $\delta^{15}\text{N}$  es de 0,273 y 0,055 respectivamente. La variabilidad del individuo patológico supera ampliamente la que se observa en un individuo sano (4,5 veces mayor para el carbono y de 4,96 para el nitrógeno) y la que correspondería al error de medida del espectrómetro de masas (0,001 para el carbono y 0,002 para el nitrógeno). En la Figura 20 vemos la representación gráfica de los valores isotópicos además de la media y desviaciones estándar. Se observa la gran dispersión de valores en el oso de Purruñal en comparación con los datos de un individuo sano.

El oso de Purruñal es un adulto senil en el que se observa un importante grado de desgaste en los molares. Presenta patologías que afectan a ambos lados del cuerpo, y a los miembros anteriores y posteriores; también a vértebras, escápula, mandíbula y pelvis. En los huesos largos, presenta osteogenuias anómalas en mayor o menor grado en las epífisis, siendo la distal de los fémures, sobretudo en el izquierdo (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.a**), donde se encuentra más desarrollado y presenta también agujeros en la superficie de la articulación. Las diáfisis no presentan ninguna patología. En los huesos del carpo y del tarso (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.b y c**) también encontramos estos crecimientos anómalos y agujeros en la superficie. En el caso del astrágalo izquierdo, en lugar del recubrimiento habitual de hueso compacto, hay una red de trabéculas. Las vértebras que se conservan también presentan osteogenia anómala. Por el contrario en las

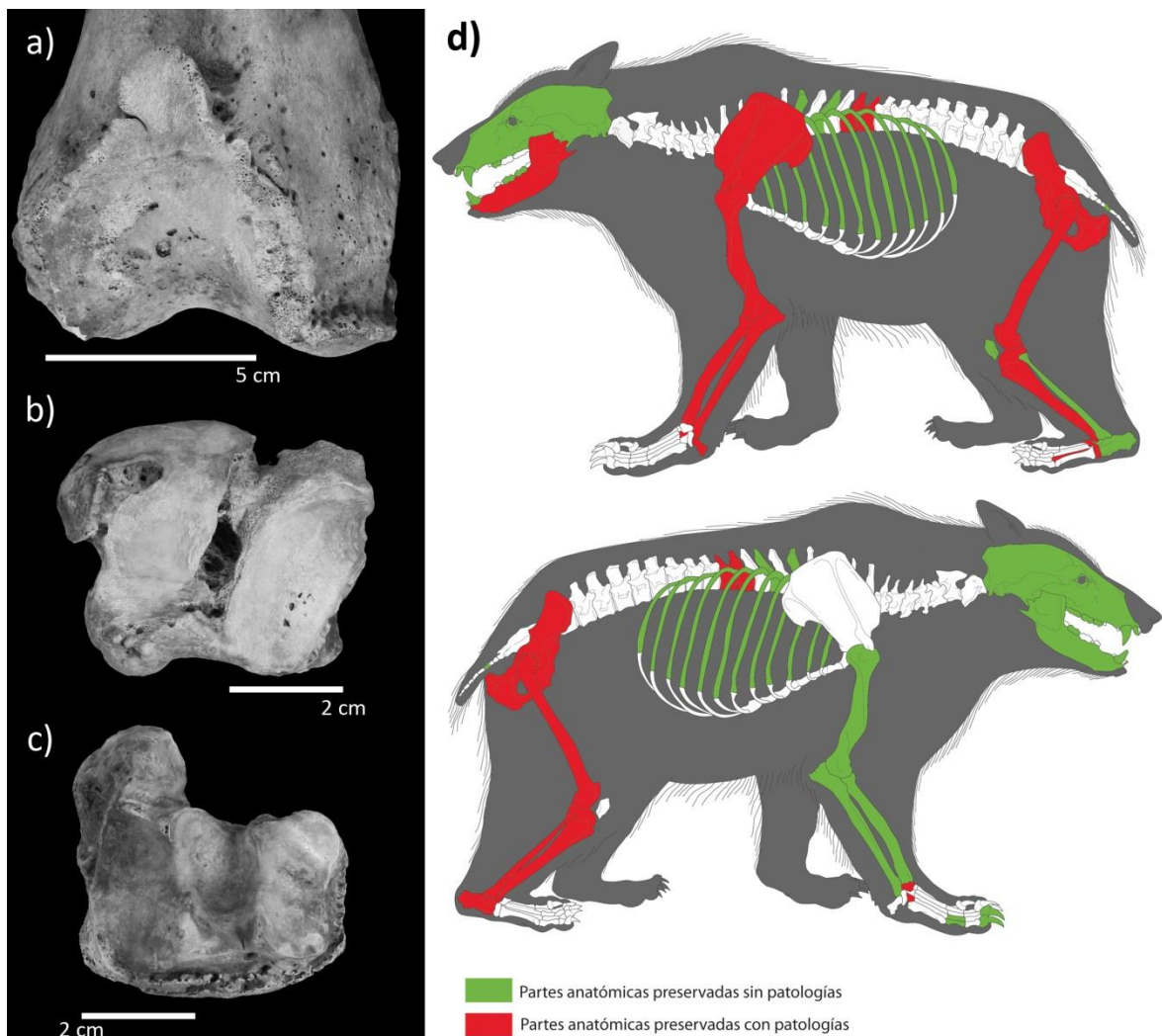


Figura 19. Fotografía de algunos de los huesos patológicos: a) epífisis distal del fémur izquierdo donde se observa la osteogenia anómala alrededor de la articulación y el hueso con agujeros en la misma; b) astrágalo izquierdo con presencia de trabéculas en lugar de hueso compacto en la zona interior y agujeros en el hueso compacto de la articulación; c) escafolunar derecho en el que se observa osteogenia anómala en los bordes de la articulación. D) localización de las patologías y restos esqueléticos conservados.

costillas, objeto del estudio isotópico, no se observa ninguna patología.

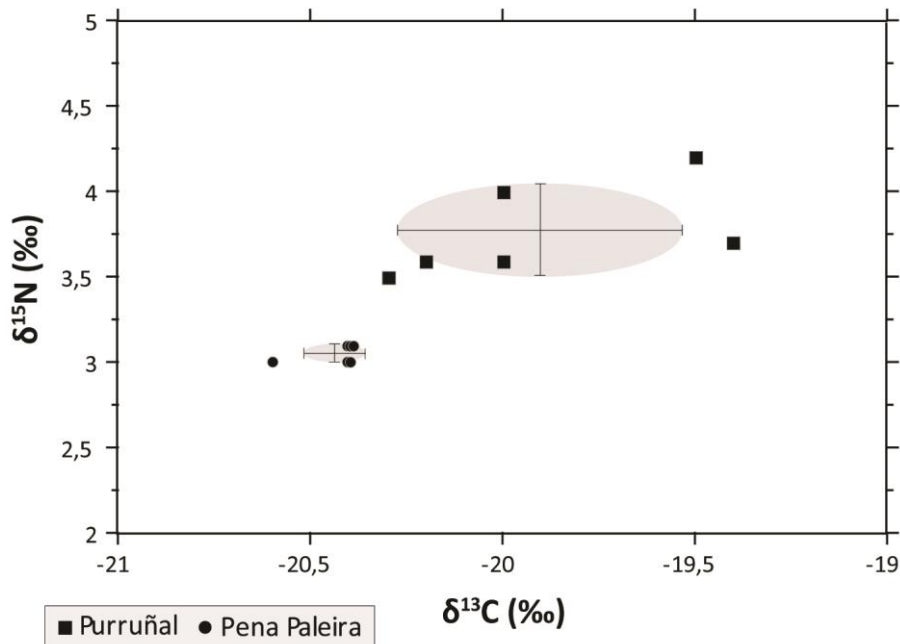


Figura 20. Gráfica bivariada del  $\delta^{13}\text{C}$  frente al  $\delta^{15}\text{N}$ , donde también se representan las medias y las desviaciones estándar.

Tras examinar el esqueleto del individuo de Purruñal, se ha llegado a la conclusión de que el animal sufría de osteoartritis poliarticular, siendo la articulación femorotibial la más castigada, además de presentar cierto grado de osteoporosis. La osteoartritis es una enfermedad que afecta a todos los animales con articulaciones sinoviales. Se caracteriza por la destrucción del cartílago articular y formación de hueso adyacente en forma de labio y espolones, alrededor de los bordes de la articulación (White & Folkens, 2005). Para su diagnóstico ha de cumplir los siguientes requisitos: presencia de eburnación o de al menos dos de los siguientes: osteofitos marginales, hueso nuevo en la superficie de la articulación, presencia de agujeros y alteración de su contorno (Waldron, 2009). La osteoporosis por su parte es la pérdida de densidad mineral en el hueso.

Las diferencias en la composición isotópica del colágeno extraído de diferentes huesos de un individuo son pequeñas (DeNiro & Schoeniger, 1983) como sería el caso del oso de Pena Paleira frente a las del oso de Purruñal que las cuatuplican. Las enfermedades que afectan a los huesos perturban el normal balance en la remodelación (Waldron, 2009), por lo que sugerimos que este es el motivo por el que los valores isotópicos en las costillas son tan diferentes entre sí con respecto a un individuo sano.

### 5.5.2. El oso de Quirós

Durante el desarrollo de esta Tesis Doctoral se tuvo la oportunidad de participar en la necropsia de un individuo que se halló muerto el 10 de Junio de 2014 en la zona de Cortes, concejo de Quirós (Asturias). La necropsia se realizó 2 días después en la Facultad de

Veterinaria de la Universidad de León bajo la dirección del Dr. Juan Francisco García Marín, catedrático de Histología y Anatomía Patológica del Departamento de Sanidad Animal.

La necropsia señala que la causa de su muerte se debió a las lesiones traumáticas superficiales y leves que tenía el animal, posiblemente ocasionadas por otro oso, y por una infección, generada por bacterias del género *Clostridium*. El animal era un oso pardo macho, de tres años de edad y 60 kilos de peso. Presentaba un desarrollo escaso para la edad estimada, y un adelgazamiento acusado, con ausencia de grasa y con pérdida parcial de la grasa de la pelvis renal y coronarias, siendo sustituida por tejido gelatinoso, así como atrofia moderada de la musculatura esquelética. Todo ello indicaría adelgazamiento acusado e inicio de caquexia.



Figura 21. El oso de Quirós

Es el único individuo del que se ha podido comparar hueso y pelo, sin embargo, al tratarse de un individuo patológico con caquexia, esto le podría afectar de algún modo a los valores de  $\delta^{15}\text{N}$ . La extrema delgadez del oso de Quirós se podría explicar con problemas en la hibernación o una alimentación insuficiente el año anterior. Hay estudios que indican que machos adultos en primavera y verano pierden peso debido a que le dedican más tiempo al apareamiento que a la búsqueda de alimento (Craighead *et al.*, 1982). Los machos alcanzan su madurez sexual a los 5 años y medio en Norteamérica (White *et al.*, 1995), y parece la edad general media de madurez sexual. El macho más joven al que se ha observado que se haya reproducido con éxito fue en una población sueca, y tenía 3 años y medio (Zedrosser *et al.*, 2007), la misma edad del oso de Quirós, aunque este tenía todavía uno de los testículos sin descender, lo que da a entender su inmadurez. A pesar de esto, quizás las marcas de caninos de oso que tenía en su piel podrían ser causadas por competencia debida a la reproducción.

El pelo refleja la señal isotópica de la dieta del año anterior (cuando tenía 2 años de edad). Muestra a un animal con una dieta similar a la de los demás osos aunque su  $\delta^{15}\text{N}$  es ligeramente más bajo. A los dos años en teoría todavía debería conservar alguna señal de la lactancia, sin embargo esto no es así, lo que podría indicar que este oso pudo haberse quedado huérfano o haber sido abandonado por su madre y no tuvo la suficiente pericia para alimentarse como lo haría un oso adulto. Por otra parte, de los individuos históricos de Pirineos analizados, uno era una hembra y otro un juvenil de un año. Aunque estos osos no eran madre e hijo, se ve que el  $\delta^{15}\text{N}$  es muy similar entre ellos, por lo que quizás en el pelo no se note tanto el efecto de la lactancia como sucede en el hueso, o que por el contrario, también se trate de un individuo abandonado o huérfano. También podría suceder que se contrarreste el efecto del crecimiento con el de la lactancia, y así no se observe en el pelo, y sí en el hueso, ya que este se remodela y es un tejido mucho más activo en cuanto al crecimiento.

El  $\delta^{15}\text{N}$  del colágeno óseo del oso de Quirós es mucho más bajo que el del resto de la población. Existen distintas explicaciones. La principal es el descenso del  $\delta^{15}\text{N}$  con el crecimiento activo, también podría ser que por algún motivo se alimentase a cotas muy altas.

Las plantas del contenido estomacal del oso de Quirós, en una fase muy inicial de digestión, podrían haber sido ingeridas en momentos previos a su muerte. Las hormigas y la planta en la que estaban las hormigas tienen unos valores de  $\delta^{15}\text{N}$  similares entre sí y semejantes también a los del oso, sin que se observe la diferencia que se tendría que producir, debida al fraccionamiento isotópico, si este tipo de alimento fuera habitual en el oso. Los valores del otro tipo de planta sí que cuadrarían más con formar parte del alimento habitual del animal. Estos valores más altos de  $\delta^{15}\text{N}$  de las plantas cantábricas frente a las pirenaicas puede ser provocado porque las plantas pirenaicas estuviesen a mayor altitud. El fondo del valle del Valle de Arán está a 900 m aprox., mientras que el de Quirós, está a 500 m. Las plantas cantábricas, al ser parte de la última comida del oso, no se sabe bien a que altitud vivían o si de provenían de una zona abonada por lo que quizás esta podría ser también la diferencia.

## **5.6 Conclusiones**

Para el análisis de colágeno óseo, se han analizado un total de 79 restos de oso pardo y 11 de otros herbívoros de comparación. Para el análisis de la queratina capilar, se analizaron un total de 18 individuos. A modo de comparación, se analizaron también plantas provenientes del Valle de Arán (Pirineos) y el contenido estomacal de un oso muerto en Quirós en Junio de 2014.

En general los restos óseos se encontraban muy bien conservados a excepción de 2 muestras de edad Pleistocena provenientes de la cueva de Arcoia.

La dieta de los osos cantábricos actuales y la de los pirenaicos parece ser distinta, y que estos últimos añadirían una mayor cantidad de materia animal. Lo mismo parece que sucede con las poblaciones fósiles, aunque sólo se ha analizado un único individuo de Pirineos.

La población actual cantábrica tiene un  $\delta^{15}\text{N}$  mayor que la fósil, aunque se podría deber a diferencias en las proteínas analizadas, abono en suelos o que los actuales se hayan visto forzados a alimentarse a menor altitud debido a la competencia con ungulados o humanos.

Los osos subadultos parecen presentar un descenso en el  $\delta^{15}\text{N}$  del colágeno óseo a las 3-4 años de edad. Posteriormente aumenta hasta llegar al nivel de adulto.

Los machos parecen tienen de media valores de  $\delta^{15}\text{N}$  mayores que los de las hembras. Se puede deber a su mayor territorio y que se alimenten en tierras más bajas que las hembras, y no se atribuiría tan claramente a una mayor cantidad de materia animal en la dieta.

En general, los osos que se han encontrado en zonas más altas tienen un  $\delta^{15}\text{N}$  menor. Se puede deber a que su territorio de alimentación esté relacionado con su zona de hibernación.

El subadulto de Cuetu Blanco tiene un  $\delta^{15}\text{N}$  más elevado que el resto de osos pardos de la población cantábrica. Podría deberse por una dieta algo más carnívora, aunque hay factores externos que lo podrían haber elevado como la lactancia o que se haya alimentado a más baja altitud ya que la entrada de la cueva se sitúa mucho más baja que la mayoría, además de estar situada cerca del mar, y podría existir cierta influencia marina.

Las poblaciones cantábricas parecen no haber cambiado de dieta a lo largo del tiempo, siendo los valores isotópicos semejantes tanto antes como después del LGM.

Al comparar los valores isotópicos de la población cantábrica fósil con los de otras poblaciones contemporáneas se observan diferencias entre las poblaciones. Además de una posible dieta diferente relacionada con cada ecosistema, se observa una relación N-S y en altura.

A nivel europeo se observa un aumento de  $\delta^{15}\text{N}$  en el Pleistoceno a medida que nos acercamos al presente. Además del posible cambio de dieta hacia el carnivorismo por la escasez de materia vegetal y la competencia, se puede deber a un aumento en el tiempo de hibernación, aunque esto no se observa en la Península Ibérica.

Las patologías óseas pueden afectar a los valores isotópicos como en el caso del oso de Purruñal, en donde la formación de hueso a causa de la osteoartritis que padecía hizo que el resto de huesos tuviesen distinta tasa de remodelación y reflejasen valores más variables que los de un individuo sano.

El oso de Quirós, el único del que se ha podido comparar pelo y hueso, todavía se encontraba en crecimiento y sus valores de colágeno y queratina son bastante dispares.

## 5.7. Bibliografía

- Ambrose S.H. (1990) Preparation and characterization of bone and tooth collagen for isotopic analysis. *Journal of Archaeological Science*, **17**, 431–451.
- Amundson R., Austin A.T., Schuur E.A.G., Yoo K., Matzek V., Kendall C., Uebersax A., Brenner D., & Baisden W.T. (2003) Global patterns of the isotopic composition of soil and plant nitrogen. *Global Biogeochemical Cycles*, **17**, 1031.
- Andersen K.K., Azuma N., Barnola J.-M., Bigler M., Biscaye P., Caillon N., Chappellaz J., Clausen H.B., Dahl-Jensen D., Fischer H., Flückiger J., Fritzsche D., Fujii Y., Goto-Azuma K., Grønvold K., Gundestrup N.S., Hansson M., Huber C., Hvidberg C.S., Johnsen S.J., Jonsell U., Jouzel J., Kipfstuhl S., Landais A., Leuenberger M., Lorrain R., Masson-Delmotte V., Miller H., Motoyama H., Narita H., Popp T., Rasmussen S.O., Raynaud D., Rothlisberger R., Ruth U., Samyn D., Schwander J., Shoji H., Siggard-Andersen M.-L., Steffensen J.P., Stocker T., Sveinbjörnsdóttir A.E., Svensson A., Takata M., Tison J.-L., Thorsteinsson T., Watanabe O., Wilhelms F., & White J.W.C. (2004) High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature*, **431**, 147–151.
- Antanaitis-Jacobs I., Richards M., Daugnora L., Jankauskas R., & Ogrinc N. (2009) Diet in early lithuanian prehistory and the new stable isotope evidence. *Archaeologia Baltica*, **12**, 12–31.
- Austin A. & Vitousek P.M. (1998) Nutrient dynamics on a precipitation gradient. *Oecologia*, **113**, 519–529.
- Barboza P.S., Farley S.D., & Robbins C.T. (1997) Whole-body urea cycling and protein turnover during hyperphagia and dormancy in growing bears (*Ursus americanus* and *U. arctos*). *Canadian Journal of Zoology*, **75**, 2129–2136.
- Ben-David M., Newsome S.D., & Whiteman J.P. (2012) Lipid and amino acid composition influence incorporation and discrimination of  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  in mink. *Journal of Mammalogy*, **93**, 399–412.
- Bocherens H. (2015) Isotopic tracking of large carnivore palaeoecology in the mammoth steppe. *Quaternary Science Reviews*, **117**, 42–71.
- Bocherens H., Argant A., Argant J., Billiou D., Crégut-bonnoure E., Donat-ayache B., Philippe M., & Thinon M. (2004) Diet reconstruction of ancient brown bears (*Ursus arctos*) from Mont Ventoux (France) using bone collagen stable isotope biogeochemistry ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ). *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 576–586.
- Bocherens H., Billiou D., Mariotti A., Patou-Mathis M., Otte M., & Bonjean D. (1999) Palaeoenvironmental and Palaeodietary Implications of Isotopic Biogeochemistry of Last Interglacial Neanderthal and Mammal Bones in Scladina Cave (Belgium). *Journal of Archaeological Science*, **26**, 599–607.
- Bocherens H., Billiou D., Patou-Mathis M., Bonjean D., Otte M., & Mariotti A. (1997) Paleobiological Implications of the Isotopic Signatures ( $^{13}\text{C}$ ,  $^{15}\text{N}$ ) of Fossil Mammal Collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research*, **48**, 370–380.

- Bocherens H. & Drucker D. (2003) Trophic level isotopic enrichment of carbon and nitrogen in bone collagen: Case studies from recent and ancient terrestrial ecosystems. *International Journal of Osteoarchaeology*, **13**, 46–53.
- Bocherens H., Drucker D., Billiou D., & Moussa I. (2005) Une nouvelle approche pour évaluer l'état de conservation de l'os et du collagène pour les mesures isotopiques (datation au radiocarbone, isotopes stables du carbone et de l'azote). *L'Anthropologie*, **109**, 557–567.
- Bocherens H., Drucker D.G., Bonjean D., Bridault A., Conard N.J., Cupillard C., Germonpré M., Höneisen M., Münzel S.C., Napierala H., Patou-Mathis M., Stephan E., Uerpmann H.-P., & Ziegler R. (2011a) Isotopic evidence for dietary ecology of cave lion (*Panthera spelaea*) in North-Western Europe: prey choice, competition and implications for extinction. *Quaternary International*, **245**, 249–261.
- Bocherens H., Fizet M., & Mariotti A. (1994) Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**, 213–225.
- Bocherens H., Grandal-d'Anglade A., & Hobson K.A. (2014) Pitfalls in comparing modern hair and fossil bone collagen C and N isotopic data to reconstruct ancient diets: a case study with cave bears (*Ursus spelaeus*). *Isotopes in Environmental and Health studies*, **50**, 291–299.
- Bocherens H., Stiller M., Hobson K.A., Pacher M., Rabeder G., Burns J.A., Tütken T., & Hofreiter M. (2011b) Niche partitioning between two sympatric genetically distinct cave bears (*Ursus spelaeus* and *Ursus ingressus*) and brown bear (*Ursus arctos*) from Austria: Isotopic evidence from fossil bones. *Quaternary International*, **245**, 238–248.
- Boecklen W.J., Yarnes C.T., Cook B.A., & James A.C. (2011) On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **42**, 411–440.
- Boric D., Grupe G., Peters J., & Mikic Z. (2004) Is the Mesolithic-Neolithic Subsistence Dichotomy Real? New Stable Isotope Evidence from the Danube Gorges. *European Journal of Archaeology*, **7**, 221–248.
- Boskey A.L. & Posner A.S. (1984) Structure and formation of bone mineral. *Natural and Living Biomaterials* (ed. by G. Hastings and P. Ducheyne), pp. 27–41. CRC Press, Inc, Boca Raton, FL.
- Bösl C., Grupe G., & Peters J. (2006) A Late Neolithic vertebrate food web based on stable isotope analyses. *International Journal of Osteoarchaeology*, **16**, 296–315.
- Braña F., Naves J., & Palomero G. (1993) Hábitos alimenticios y configuración de la dieta del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. *El oso pardo (Ursus arctos) en España* (ed. by J. Naves and G. Palomero), pp. 81–103. ICONA, Madrid.
- Camarra J.C. (1989) *L'ours brun*. Hatier, Paris.
- Christensen H.B. (2014) Similar Associations of Tooth Microwear and Morphology Indicate Similar Diet across Marsupial and Placental Mammals. *PLoS ONE*, **9**, e102789.



- Cleveland C.C., Townsend A.R., Schimel D.S., Fisher H., Howarth R.W., Hedin L.O., Perakis S.S., Latty E.F., VonFischer J.C., Elseroad A., & Wasson M.F. (1999) Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N-2) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*, **13**, 623–645.
- Clevenger A.P. (1991) Hábitos alimenticios. *Ecología del oso pardo en España. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 4 (ed. by A.P. Clevenger and F. Purroy), pp. 29–46. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid.
- Couturier M.A.J. (1954) *L'Ours Brun. Ursus Arctos* L. Grenoble.
- Craig H. (1953) The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **3**, 53–92.
- Craighead J.J., Sumner J.S., & Scaggs G.B. (1982) *A definitive system for analysis of grizzly bear habitat and other wilderness re- sources*. Wildlife Wilderness Inst. Monogr. 1, University of Montana, Missoula.
- Dahle B. & Swenson J.E. (2003) Seasonal Range Size in Relation to Reproductive Strategies in Brown Bears *Ursus arctos*. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 660–667.
- DeNiro M.J. (1985) Post-mortem preservation and alteration of in vivo bone collagen isotope ratios in relation to paleodietary reconstruction. *Nature*, **317**, 806–809.
- DeNiro M.J. & Schoeniger M.J. (1983) Stable Carbon and Nitrogen Isotope Ratios of Bone Collagen: Variations Within Individuals, Between Sexes, and Within Populations Raised on Monotonous Diets. *Journal of Archaeological Science*, **10**, 199–203.
- Donahue S.W., McGee M.E., Harvey K.B., Vaughan M.R., & Robbins C.T. (2006) Hibernating bears as a model for preventing disuse osteoporosis. *Journal of Biomechanics*, **39**, 1480–1488.
- Donohue S.L., DeSantis L.R.G., Schubert B.W., & Ungar P.S. (2013) Was the Giant Short-Faced Bear a Hyper-Scavenger? A New Approach to the Dietary Study of Ursids Using Dental Microwear Textures. *PLoS ONE*, **8**, e77531.
- Döppes D., Rosendahl W., Pacher M., Imhof W., Dalmeri G., & Bocherens H. (2008) Stable isotope investigations on Late Glacial and Holocene brown bears from caves in the Alpine range. *Stalactite*, **58**, 64–66.
- Drucker D.G., Bridault A., Hobson K.A., Szuma E., & Bocherens H. (2008) Can carbon-13 in large herbivores reflect the canopy effect in temperate and boreal ecosystems? Evidence from modern and ancient ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **266**, 69–82.
- Edwards C.J., Ho S.Y.W., Barnett R., Coxon P., Bradley D.G., Lord T.C., & O'Connor T. (2014) Continuity of brown bear maternal lineages in northern England through the Last-glacial period. *Quaternary Science Reviews*, **96**, 131–139.
- Edwards C.J., Suchard M.A., Lemey P., Welch J.J., Barnes I., Fulton T.L., Barnett R., O'Connell T.C., Coxon P., Monaghan N., Valdiosera C.E., Lorenzen E.D., Willerslev E., Baryshnikov

- G.F., Rambaut A., Thomas M.G., Bradley D.G., & Shapiro B. (2011) Ancient Hybridization and an Irish Origin for the Modern Polar Bear Matriline. *Current Biology*, **21**, 1251–1258.
- Elsig J., Schmitt J., Leuenberger D., Schneider R., Eyer M., Leuenberger M., Joos F., Fischer H., & Stocker T.F. (2009) Stable isotope constraints on Holocene carbon cycle changes from an Antarctic ice core. *Nature*, **461**, 507–510.
- Felicetti L.A., Schwartz C.C., Rye R.O., Gunther K.A., Crock J.G., Haroldson M.A., Waits L., & Robbins C.T. (2004) Use of naturally occurring mercury to determine the importance of cutthroat trout to Yellowstone grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology*, **82**, 493–501.
- Fernández-Mosquera D., Vila-Taboada M., & Grandal-d'Anglade A. (2001) Stable isotopes data ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) from the cave bear (*Ursus spelaeus*): a new approach to its palaeoenvironment and dormancy. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**, 1159–1164.
- Floyd T., Nelson R.A., & Wynne G.F. (1990) Calcium and bone metabolic homeostasis in active and denning black bears (*Ursus americanus*). *Clinical Orthopaedics and Related Research*, **255**, 301–309.
- Fornander E., Eriksson G., & Lidén K. (2008) Wild at heart: Approaching Pitted Ware identity, economy and cosmology through stable isotopes in skeletal material from the Neolithic site Korsnäs in Eastern Central Sweden. *Journal of Anthropological Archaeology*, **27**, 281–297.
- Friebe A., Evans A.L., Arnemo J.M., Blanc S., Brunberg S., Fleissner G., Swenson J.E., & Zedrosser A. (2014) Factors affecting date of implantation, parturition, and den entry estimated from activity and body temperature in free-ranging brown bears. *PloS one*, **9**, e101410.
- Friedli H., Lötscher H., Oeschger H., Siegenthaler U., & Stauffer B. (1986) Ice core record of the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  ratio of atmospheric  $\text{CO}_2$  in the past two centuries. *Nature*, **324**, 237–238.
- Gende S.M., Quinn T.P., & Willson M.F. (2001) Consumption choice by bears feeding on salmon. *Oecologia*, **127**, 372–382.
- Grandal d'Anglade A. & Fernández Mosquera D. (2008) Hibernation can also cause high  $\delta^{15}\text{N}$  values in cave bears: a response to Richards et al. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, E14.
- Grandal-d'Anglade A. (2010) Bite force of the extinct Pleistocene Cave bear *Ursus spelaeus* Rosenmüller from Europe. *Comptes Rendus Palevol*, **9**, 31–37.
- Grandal-d'Anglade A. & López-González F. (2005) On factors that influence the morphology of the Cave Bear dentition and a study of the geographical variation in the lower carnassial. *Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften Wien*, **14**, 41–52.
- Grandal-d'Anglade A., Pérez-Rama M., & Fernández-Mosquera D. (2011) Diet, physiology and environment of the cave bear: a biogeochemical study. *Fragments of Ice Age*

*environments Proceedings in Honour of Ivan Turk's Jubilee. Opera Instituti Archaeologici Sloveniae* 21 (ed. by B. Toskan), pp. 111–125.

- Handley L.L., Austin A.T., Stewart G.R., Robinson D., Scrimgeour C.M., Raven J.A., Heaton T.H.E., & Schmidt S. (1999) The  $^{15}\text{N}$  natural abundance ( $\delta^{15}\text{N}$ ) of ecosystem samples reflects measures of water availability. *Australian Journal of Plant Physiology*, **26**, 185–199.
- Heaton T.H.E. (1999) Spatial, Species, and Temporal Variations in the  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  Ratios of C3 Plants : Implications for Palaeodiet Studies. *Journal of Archaeological Science*, **26**, 637–649.
- Hilderbrand G. V., Farley S.D., Robbins C.T., Hanley T. a., Titus K., & Servheen C. (1996) Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 2080–2088.
- Hilderbrand G. V., Hanley T.A., Robbins C.T., & Schwartz C.C. (1999a) Role of brown bears (*Ursus arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem. *Oecologia*, **121**, 546–550.
- Hilderbrand G. V., Schwartz C.C., Robbins C.T., Jacoby M.E., Hanley T. a., Arthur S.M., & Servheen C. (1999b) The importance of meat, particularly salmon, to body size, population productivity, and conservation of North American brown bears. *Canadian Journal of Zoology*, **77**, 132–138.
- Hissa R. (1997) Physiology of the European brown bear (*Ursus arctos*). *Annales Zoologici Fennici*, **34**, 267–287.
- Hobson K. a, McLellan B.N., & Woods J.G. (2000) Using stable carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) and nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) isotopes to infer trophic relationships among black and grizzly bears in the upper Columbia River basin, British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 1332–1339.
- Hobson K. a., Wassenaar L.I., Milá B., Lovette I., Dingle C., & Smith T.B. (2003) Stable isotopes as indicators of altitudinal distributions and movements in an Ecuadorean hummingbird community. *Oecologia*, **136**, 302–308.
- Hobson K.A. & Quirk T.W. (2014) Effect of age and ration on diet-tissue isotopic ( $\Delta^{13}\text{C}$ ,  $\Delta^{15}\text{N}$ ) discrimination in striped skunks (*Mephitis mephitis*). *Isotopes in Environmental and Health Studies*, **50**, 1–7.
- Holland E.A., Dentener F.J., Braswell B.H., & Sulzman J.M. (1999) Contemporary and pre-industrial global reactive nitrogen budgets. *Biogeochemistry*, **46**, 7–43.
- Jacobi R.M. & Higham T.F.G. (2008) The “Red Lady” ages gracefully: new ultrafiltration AMS determinations from Paviland. *Journal of Human Evolution*, **55**, 898–907.
- Jacoby M.E., Hilderbrand G. V, Servheen C., Schwartz C.C., Arthur S.M., Hanley T.A., Robbins C.T., & Michener R. (1998) Trophic relations of brown and black bears in several western North American ecosystems. *Journal of Wildlife Management*, **63**, 921–929.

- Jenkins S.G., Partridge S.T., Stephenson T.R., Farley S.D., & Robbins C.T. (2001) Nitrogen and carbon isotope fractionation between mothers, neonates, and nursing offspring. *Oecologia*, **129**, 336–341.
- Jenny H. (1928) Relation of climatic factors to the amount of nitrogen in soils. *Journal of American Society of Agronomy*, **20**, 900–912.
- Katzenberg M.A. & Lovell N.C. (1999) Stable isotope variation in pathological bone. *International Journal of Osteoarchaeology*, **9**, 316–324.
- Keeling C.I. & Nelson D.E. (2001) Changes in the intramolecular stable carbon isotope ratios with age of the European cave bear (*Ursus spelaeus*). *Oecologia*, **127**, 495–500.
- Keeling R.F., Piper S.C., Bollenbacher A.F., & Walker S.J. (2010) Monthly atmospheric  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  isotopic ratios for 11 SIO stations. *Trends: a compendium of data on global change* Department of Energy, Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory,
- Van Klinken G.J. (1999) Bone Collagen Quality Indicators for Palaeodietary and Radiocarbon Measurements. *Journal of Archaeological Science*, **26**, 687–695.
- Körner C., Farquhar G.D., & Wrong S.C. (1991) Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends. *Oecologia*, **88**, 30–40.
- Lehninger A.L., Nelson D.L., & Cox M.M. (1993) *Principles of Biochemistry*. Worth Publishers, Inc., New York.
- Lennox A.R. & Goodship A.E. (2008) Polar bears (*Ursus maritimus*), the most evolutionary advanced hibernators, avoid significant bone loss during hibernation. *Comparative Biochemistry and Physiology , Part A*, **149**, 203–208.
- Lidén K. & Angerbjörn A. (1999) Dietary change and stable isotopes: a model of growth and dormancy in cave bears. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **266**, 1779–1783.
- Lillie M., Budd C., & Potekhina I. (2011) Stable isotope analysis of prehistoric populations from the cemeteries of the Middle and Lower Dnieper Basin, Ukraine. *Journal of Archaeological Science*, **38**, 57–68.
- Lohuis T.D., Harlow H.J., Beck T.D.I., & Iaizzo P.A. (2007) Hibernating bears conserve muscle strength and maintain fatigue resistance. *Physiological and Biochemical Zoology*, **80**, 257–269.
- Long E.S., Sweitzer R.A., Diefenbach D.R., & Ben-David M. (2005) Controlling for anthropogenically induced atmospheric variation in stable carbon isotope studies. *Oecologia*, **146**, 148–156.
- Mace R.D. & Waller J.S. (1997) Spatial and temporal interaction of male and female grizzly bears in northwestern Montana. *Journal of Wildlife Management*, **61**, 39–52.

- Männel T.T., Auerswald K., & Schnyder H. (2007) Altitudinal gradients of grassland carbon and nitrogen isotope composition are recorded in the hair of grazers. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 583–592.
- Mariotti A. (1983) Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural abundance  $^{15}\text{N}$  measurements. *Nature*, **303**, 685–687.
- Mariotti A. (1984) Natural  $^{15}\text{N}$  abundance measurements and atmospheric nitrogen standard calibration. *Nature*, **311**, 251–252.
- Mariotti A., Pierre D., Vedy J.C., Bruckert S., & Guillemot J. (1980) The abundance of natural nitrogen  $^{15}$  in the organic matter of soils along an altitudinal gradient. *Catena*, **7**, 293–300.
- Martinelli L.A., Piccolo M.C., Townsend A.R., Vitousek P.M., Cuevas E., McDowell W., Robertson G.P., Santos O.C., & Treseder K. (1999) Nitrogen stable isotopic composition of leaves and soil: Tropical versus temperate forests. *Biogeochemistry*, **46**, 45–65.
- Mattson D.J. (1997) Use of ungulates by Yellowstone grizzly bears, *Ursus arctos*. *Biology Conservation*, **81**, 161–177.
- Mattson D.J. (2001) Myrmecophagy by Yellowstone grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 779–793.
- Mattson D.J. (2002) Consumption of wasps and bees by Yellowstone grizzly bears. *Northwest Science*, **76**, 166–172.
- Mattson D.J., French M.G., & French S.P. (2002a) Consumption of earthworms by Yellowstone grizzly bears. *Ursus*, **13**, 105–110.
- Mattson D.J., Green G.I., & Swalley R. (1999) Geophagy by Yellowstone Grizzly Bears. *Ursus*, **11**, 109–116.
- Mattson D.J., Podrutzny S.R., & Haroldson M. a (2002b) Consumption of fungal sporocarps by Yellowstone grizzly bears. *Ursus*, **13**, 95–103.
- Mazza P., Rustioni M., & Boscagli G. (1995) Evolution of ursid dentition with inferences on the functional porphology of the masticatory apparatus in the genus *Ursus*. *Aspects of Dental Biology: Palaeontology, Anthropology and Evolution* (ed. by J. Moggi-Cecchi), pp. 145–157. International Institute for the Study of Man, Florence.
- McGee M.E., Maki A.J., Johnson S.E., Nelson O.L., Robbins C.T., & Donahue S.W. (2008) Decreased bone turnover with balanced resorption and formation prevent cortical bone loss during disuse (hibernation) in grizzly bears (*Ursus arctos horribilis*). *Bone*, **42**, 396–404.
- Van der Merwe N.J. & Medina E. (1991) The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in amazonia. *Journal of Archaeological Science*, **18**, 249–259.
- Mowat G. & Heard D.C. (2006) Major components of grizzly bear diet across North America. *Canadian Journal of Zoology*, **84**, 473–489.

- Münzel S.C., Rivals F., Pacher M., Döppes D., Rabeder G., Conard N.J., & Bocherens H. (2014) Behavioural ecology of Late Pleistocene bears (*Ursus spelaeus*, *Ursus ingressus*): Insight from stable isotopes (C, N, O) and tooth microwear. *Quaternary International*, **339-340**, 148–163.
- Münzel S.C., Stiller M., Hofreiter M., Mittnik A., Conard N.J., & Bocherens H. (2011) Pleistocene bears in the Swabian Jura (Germany): Genetic replacement, ecological displacement, extinctions and survival. *Quaternary International*, **245**, 1–13.
- Naves J., Fernández-Gil A., Rodríguez C., & Delibes M. (2006) Brown bear food habits at the border of its range: a long-term study. *Journal of Mammalogy*, **87**, 899–908.
- Nelson D.E., Angerbjörn A., Lidén K., & Turk I. (1998) Stable isotopes and the metabolism of the European cave bear. *Oecologia*, **116**, 177–181.
- Nelson D.L. & Cox M.M. (2008) *Principles of Biochemistry*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Nelson R.A., Jones J.D., Wahner H.W., McGill D.B., & Code C.F. (1975) Nitrogen metabolism in bears: urea metabolism in summer starvation and in winter sleep and role of urinary bladder in water and nitrogen conservation. *Mayo Clinic Proceedings*, **50**, 141–146.
- Nitsch E.K., Humphrey L.T., & Hedges R.E.M. (2010) The effect of parity status on  $\delta^{15}\text{N}$ : looking for the “pregnancy effect” in 18th and 19th century London. *Journal of Archaeological Science*, **37**, 3191–3199.
- Nomura F. & Higashi S. (2000) Effects of food distribution on the habitat usage of a female brown bear. *Ecological Research*, **15**, 209–217.
- O’Connell T.C. & Hedges R.E.M. (1999a) Investigations into the effect of diet on modern human hair isotopic values. *American Journal of Physical Anthropology*, **108**, 409–425.
- O’Connell T.C. & Hedges R.E.M. (1999b) Isotopic Comparison of Hair and Bone: Archaeological Analyses. *Journal of Archaeological Science*, **26**, 661–665.
- O’Connell T.C., Hedges R.E.M., Healey M.A., & Simpson A.H.R.W. (2001) Isotopic Comparison of Hair, Nail and Bone: Modern Analyses. *Journal of Archaeological Science*, **28**, 1247–1255.
- O’Leary M.H. (1981) Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry*, **20**, 553–567.
- O’Leary M.H. (1988) Carbon Isotopes in Photosynthesis. *BioScience*, **38**, 328–336.
- O’Regan H.J., Chenery C., Lamb A.L., Stevens R.E., Rook L., & Elton S. (2008) Modern macaque dietary heterogeneity assessed using stable isotope analysis of hair and bone. *Journal of Human Evolution*, **55**, 617–626.
- Olson J.S. (1958) Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Botanical Gazette*, **119**, 125–170.
- Parde J.M. & Camarra J.J. (1992) L’ours. *Encyclopédie des carnivores de France*, **5**, 43.

- Peigné S., Goillot C., Germonpré M., Blondel C., Bignon O., & Merceron G. (2009) Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by a dental microwear analysis of *Ursus spelaeus* from Goyet, Belgium. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 15390–15393.
- Pérez-Rama M., Fernández-Mosquera D., & Grandal-d'Anglade A. (2011a) Recognizing growth patterns and maternal strategies in extinct species using stable isotopes: The case of the cave bear *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER. *Quaternary International*, **245**, 302–306.
- Pérez-Rama M., Fernández-Mosquera D., & Grandal-d'Anglade A. (2011b) Effects of hibernation on the stable isotopes signatures of adult and neotate cave bears. *Quaternaire, Hors-série*, 79–88.
- Pérez-Rama M., García-Vázquez A., & Grandal-d'Anglade A. (2010) Acción de carnívoros sobre huesos de *Ursus spelaeus* (Rosemüller): carroñeo, canibalismo y explicaciones alternativas. *Zona Arqueológica*, **13**, 517–523.
- Phillips D.L. & Koch P.L. (2002) Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, **130**, 114–125.
- Pinto Llona A.C. (2006) Comparative dental microwear analysis of Cave Bears *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 and Brown Bears *Ursus arctos* Linnaeus, 1758. *Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki (AUTH)*, **98**, 103–108.
- Pinto Llona A.C. (2013) Macrowear and occlusal microwear on teeth of cave bears *Ursus spelaeus* and brown bears *Ursus arctos*: Inferences concerning diet. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **370**, 41–50.
- Pinto Llona A.C. & Andrews P.J. (2001) Dental wear and grit ingestion in extant and extinct bears from Northern Spain. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **26**, 423–429.
- Pinto Llona A.C., Andrews P.J., & Etxebarria F. (2005) *Tafonomía y Paleoecología de Úrsidos Cuaternarios Cantábricos*. Fundación Oso de Asturias, Oviedo.
- Pinto Llona A.C. & Etxebarria F. (2001) Description of pathological conditions in the skeleton of an adult male brown bear *Ursus arctos* from the Cantabrian range of mountains (Reserva Nacional de Caza de Riaño, León). *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **26**, 465–477.
- Rabal-Garcés R., Cuenca-Bescós G., Ignacio Canudo J., & De Torres T. (2011) Was the European cave bear an occasional scavenger? *Lethaia*, .
- Richards M.P., Pacher M., Stiller M., Quilès J., Hofreiter M., Constantin S., Zilhão J., & Trinkaus E. (2008a) Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: Late Pleistocene *Ursus spelaeus* from the Peștera cu Oase, Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 600–604.
- Richards M.P., Taylor G., Steele T., McPherron S.P., Soressi M., Jaubert J., Orschiedt J., Mallye J.B., Rendu W., & Hublin J.J. (2008b) Isotopic dietary analysis of a Neanderthal and associated fauna from the site of Jonzac (Charente-Maritime), France. *Journal of Human Evolution*, **55**, 179–185.

- Robbins C.T., Schwartz C.C., & Felicetti L.A. (2004) Nutritional ecology of ursids: a review of newer methods and management implications. *Ursus*, **15**, 161–171.
- Robu M., Fortin J.K., Richards M.P., Schwartz C.C., Wynn J.G., Robbins C.T., & Trinkaus E. (2013) Isotopic Evidence for Dietary Flexibility among European Late Pleistocene Cave Bears (*Ursus spelaeus*). *Canadian Journal of Zoology*, **En Prensa**, 227–234.
- Rode K.D. & Robbins C.T. (2000) Why bears consume mixed diets during fruit abundance. *Canadian Journal of Zoology*, **78**, 1640–1645.
- Rodríguez C., Naves J., Fernández-Gil A., Obeso J.R., & Delibes M. (2007) Long-term trends in food habits of a relict brown bear population in northern Spain: the influence of climate and local factors. *Environmental Conservation*, **34**, 36–44.
- Schmitt J., Schneider R., Elsig J., Leuenberger D., Laurantou A., Chappellaz J., Kohler P., Joos F., Stocker T.F., Leuenberger M., & Fischer H. (2012) Carbon Isotope Constraints on the Deglacial CO<sub>2</sub> Rise from Ice Cores. *Science*, **336**, 711–714.
- Schuur E.A.G. & Matson P.A. (2001) Net primary productivity and nutrient cycling across a mesic to wet precipitation gradient in Hawaiian montane forest. *Oecologia*, **128**, 431–442.
- Schwarcz H. & Schoeninger M. (1991) Stable isotope analyses in human nutritional ecology. *Yearbook Physical Anthropology*, **34**, 283–321.
- Spady T.J., Lindburg D.G., & Durrant B.S. (2007) Evolution of reproductive seasonality in bears. *Mammal Review*, **37**, 21–53.
- Sponheimer M., Robinson T., Ayliffe L., Roeder B., Hammer J., Passey B., West A., Cerling T., Dearing D., & Ehleringer J. (2003) Nitrogen isotopes in mammalian herbivores: hair δ<sup>15</sup>N values from a controlled feeding study. *International Journal of Osteoarchaeology*, **13**, 80–87.
- Stevens R.E. & Hedges R.E.M. (2004) Carbon and nitrogen stable isotope analysis of northwest European horse bone and tooth collagen, 40,000 BP–present: Palaeoclimatic interpretations. *Quaternary Science Reviews*, **23**, 977–991.
- Stevens R.E., Jacobi R.M., & Higham T.F.G. (2010) Reassessing the diet of Upper Palaeolithic humans from Gough's Cave and Sun Hole, Cheddar Gorge, Somerset, UK. *Journal of Archaeological Science*, **37**, 52–61.
- Taylor M.E. & Hannam A.G. (1987) Toth microwear and diet in the African viverridae. *Canadian Journal of Zoology*, **65**, 1696–1702.
- Teaford M.F. & Walker A. (1983a) Prenatal jaw movements in the guinea pig, *Cavia porcellus*; evidente from patterns of tooth wear. *Journal of Mammalogy*, **64**, 534–536.
- Teaford M.F. & Walker A. (1983b) Dental microwear in adult and still born guinea pigs (*Carvia porcellus*). *Archives of Oral Biology*, **28**, 1077–1081.



- Tykot R. (2004) Stable isotopes and diet: you are what you eat. *Proceedings of the International School of Physics "Enrico Fermi", Course CLIV* (ed. by M. Martini, M. Milazzo, and M. Piacentini), IOS Press, Amsterdam.
- Vaiglova P., Bogaard A., Collins M., Cavanagh W., Mee C., Renard J., Lamb A., & Fraser R. (2014) An integrated stable isotope study of plants and animals from Kouphovouno, southern Greece: a new look at Neolithic farming. *Journal of Archaeological Science*, **42**, 201–215.
- Vila Taboada M., Fernández Mosquera D., & Grandal D'Anglade A. (2001) Cave bear's diet : a new hypothesis based on stable isotopes. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **26**, 431–439.
- Vila Taboada M., Fernández Mosquera D., López Gonzalez F., Grandal d'Anglade A., & Vidal Romaní J.R. (1999) Paleoecological implications inferred from stable isotopic signatures ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ) in bone collagen of *Ursus spelaeus* ROS.-HEIN. *Cadernos Lab. Xeolóxico de Laxe*, **24**, 73–87.
- Vulla E., Hobson K.A., Korsten M., Leht M., Martin A., Lind A., Männil P., Valdmann H., & Saarma U. (2009) Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: evidence from brown bears, badgers and pine martens. *Annales Zoologici Fennici*, **46**, 395–415.
- Wald E.J. (2011) Osteophagy by the Grizzly Bear, *Ursus arctos*. *Northwest Science*, **85**, 261–266.
- Waldron T. (2009) *Paleopathology*. Cambridge University Press, New York.
- Walker A. (1980) Functional anatomy and taphonomy. *Fossils in the making* (ed. by A.K. Behrensmeyer and A.P. Hill), pp. 182–1396. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Walker A. (1981) Diet and teeth. Dietary hypotheses and human evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **292**, 57–64.
- Welch C.A., Keay J., Kendall K.C., & Robbins C.T. (1997) Constraints on frugivory by Bears. *Ecology*, **78**, 1105–1119.
- White J.D., Berardinelli J.G., & Aune K.E. (1995) Reproductive Characteristics Of The Male Grizzly Bear In The Continental United States. *Ursus*, **10**, 497–501.
- White T.D. & Folkens P.A. (2005) *The human bone manual*. Elsevier Academic Press, Burlington.
- Zedrosser A., Bellemain E., Taberlet P., & Swenson J.E. (2007) Genetic estimates of annual reproductive success in male brown bears: The effects of body size, age, internal relatedness and population density. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 368–375.

## CAPÍTULO 6

# FILOGEOGRAFÍA DEL OSO PARDO. NUEVOS MODELOS A DISTINTAS ESCALAS



## **6.1. Introducción**

### **6.1.1. El uso del ADN mitocondrial como indicativo de la filogeografía de las especies**

La filogeografía se define como el estudio de los procesos históricos que pueden ser responsables de la distribución geográfica contemporánea de los individuos. Sus ejes son el tiempo y el espacio, en los cuales se sitúan las genealogías de estudio. La información temporal se obtiene a partir de moléculas de ADN, tratando de interpretar su extensión y el modo en que los procesos demográficos históricos han dejado marcas evolutivas en la distribución geográfica actual de los caracteres genéticos (Avice, 2000).

Para el análisis e interpretación de las distribuciones de linajes se requiere de la contribución de muy diversas disciplinas como son la genética de poblaciones, genética molecular, demografía, etología, filogenia, paleontología, geología y geografía histórica.

Según Avice *et al.* (1987), las propiedades deseadas para una molécula ideal para análisis filogenéticos han de ser las siguientes:

- (a) Ser distintiva y estar ampliamente distribuida, para así asegurar la comparación homóloga en una gran variedad de organismos.
- (b) Ser sencilla de aislar y analizar.
- (c) Tener una estructura genética simple, careciendo de características complicadas como pueden ser el ADN repetitivo, los elementos transponibles, los pseudogenes y los intrones.
- (d) Exhibir un modo sencillo de transmisión genética, sin recombinación u otros reordenamientos genéticos.
- (e) Ofrecer una variedad de caracteres cualitativos, cuyas interrelaciones filogenéticas podrían ser inferidas por razonables criterios de parsimonia, y para fines de análisis microevolutivo.
- (f) Evolucionar a un ritmo rápido, de tal manera que los nuevos estados surgen dentro del período de existencia de una especie.

El ADN mitocondrial (ADNmt) reúne dichas características y es en general el marcador genético más utilizado en estudios filogeográficos. A nivel de ADN nuclear se emplean también marcadores del cromosoma Y, que son especialmente informativos en el estudio de la evolución de los linajes paternos; y los marcadores autosómicos, como por ejemplo los microsatélites o los SNPs que en este caso reflejan la historia combinada de ambos progenitores.

El ADNmt tiene unas características particulares, ya que se encuentra dentro de la mitocondria y es independiente del ADN nuclear: es una molécula circular covalentemente cerrada, de tamaño pequeño (16-20 kilobases), conformada por un total de 37 genes (13 ARN mensajeros, 2 ARN ribosomales y 22 ARN de transferencia), además de una región conocida, en vertebrados y equinodermos, como región control (~ 1kb) o d-loop (fragmento más pequeño dentro de la propia región control), que controla la replicación y transcripción en la

molécula y tiene una tasa excepcionalmente alta de sustitución y de polimorfismo en muchos taxones. Las propiedades más interesantes en términos filogeográficos son su alta tasa de sustitución a nivel de secuencias de nucleótidos, su prácticamente nula recombinación, gran variación intraespecífica, y más importante, su herencia estrictamente materna (con muy escasas excepciones).

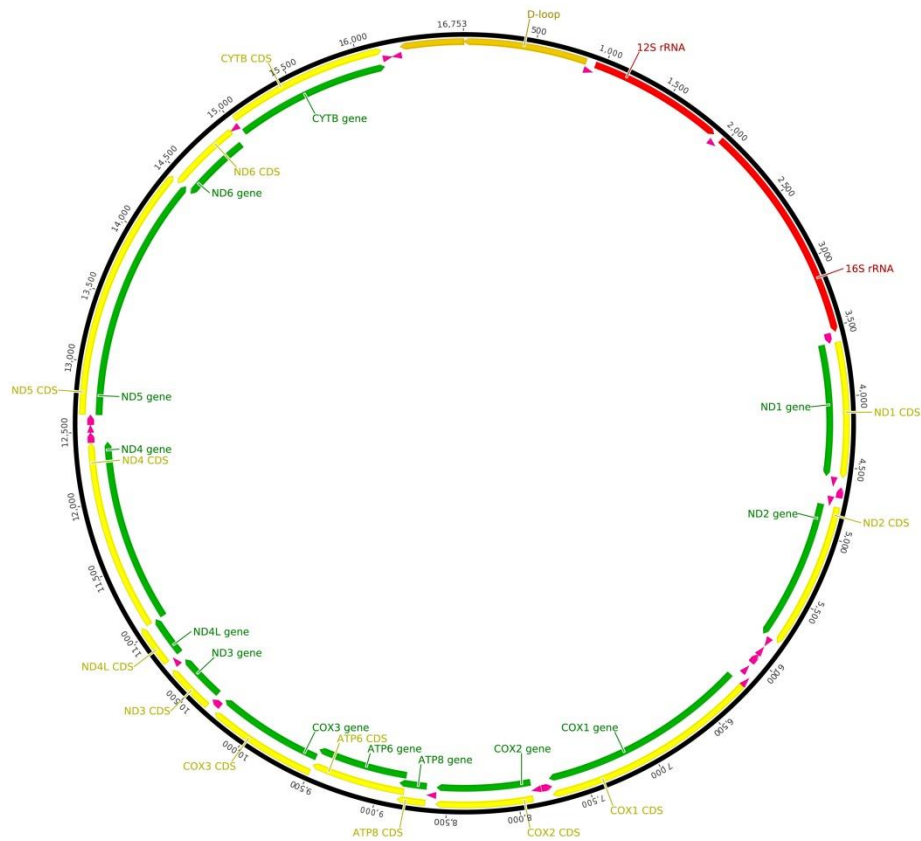


Figura 1. Molécula de ADNmt de *Ursus arctos*. Código GenBank: EU497665 (16753 pdb).

El ADNmt tiene además una ventaja sobre el resto de marcadores, y es que al presentarse en un elevado número de copias en las células, es más frecuente que se conserve en los fósiles. Además no recombina y tiene una relativa rápida tasa de mutación y tiempos de coalescencia (los haplotipos coalescen en un ancestro común). Los fragmentos más utilizados del ADNmt para este tipo de estudios, son generalmente la región control y el citocromo B, que se suele usar para apoyar resultados de la región control (Calvignac *et al.*, 2008) ().

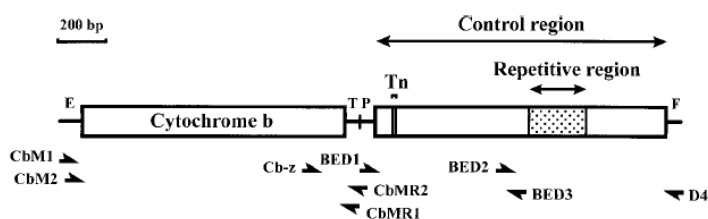


Figura 2. Situación del gen del citocromo b, la región control. Esquema de Matsushashi *et al.*, 1999.

Además, los marcadores de ADN, ya sean de ADNmt o nuclear pueden utilizarse como reloj molecular para estimar el tiempo de divergencia entre linajes, que vendría calculado en base a la comparación de las mutaciones acumuladas en regiones homologas del ADN dada una determinada tasa de sustitución nucleotídica. El ADNmt tiene una tasa de diferenciación alta, especialmente en la región de control, donde la tasa de mutación sería del 1.25 por sitio y año en humanos (Fu *et al.*, 2013), así, la región control ha sido particularmente útil para análisis filogeográficos en escalas muy pequeñas de tiempo microevolutivo, dada su excepcionalmente alta tasa de sustitución nucleotídica, lo que lleva también a elevados niveles de polimorfismo intraespecífico (Lunt *et al.*, 1998).

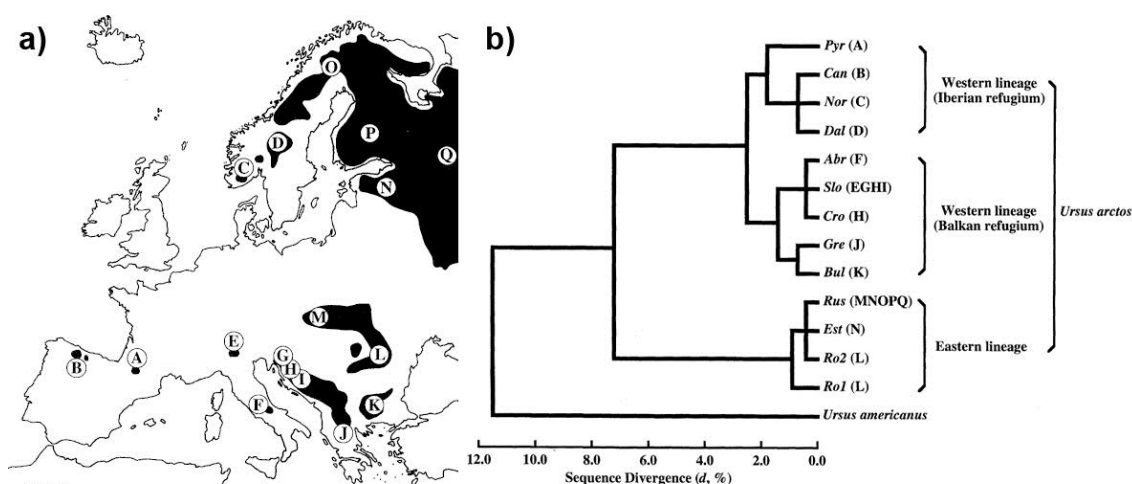
### **6.1.2. Filogeografía del oso pardo: estado de la cuestión**

La actual filogeografía del oso pardo es el resultado de procesos del pasado que han afectado a su tamaño poblacional, diversidad genética y distribución geográfica. Hoy en día, el estudio genético nos permite conocer directamente como eran las poblaciones del pasado y describir los cambios que han podido sufrir a lo largo del tiempo. Además, los fósiles con dataciones numéricas directas sirven para la calibración de los relojes moleculares. Sin embargo, el registro fósil es sesgado, ya sea por la ausencia de restos o porque aquellos que se conservan no siempre preservan ADN éste está demasiado degradado como para que sea fiable, por lo que la interpretación de los patrones filogeográficos observados ha de tomarse no como una verdad absoluta, sino como una aproximación que puede complementarse en el futuro con más datos. Además de dar una información directa de patrones filogeográficos del pasado, los fósiles con dataciones numéricas directas sirven para calibrar estos relojes moleculares.

En el estudio del oso pardo, los microsatélites se utilizan sobre todo para reconocer individuos dentro de una misma población (Taberlet *et al.*, 1995; Paetkau *et al.*, 1998; Waits *et al.*, 2000; García Garitagoitia *et al.*, 2003; Miller & Waits, 2003; Jackson *et al.*, 2008). El cromosoma Y no es tan utilizado, y solamente existe un trabajo sobre líneas paternas, el de Bidon *et al.* (2014), y en el que no se ve reflejada la filogeografía que se observa con el ADNmt, ya que los machos son mucho más móviles que las hembras (Zedrosser *et al.*, 2007), que se dispersan menos desde su lugar de nacimiento.

El primer estudio de la filogeografía del oso pardo que utilizó ADNmt es el de Taberlet & Bouvet (1994).. Dicho estudio se realizó para la conservación del oso pardo en Europa y en especial para la población francesa de los Pirineos, la cual se estaba reduciendo alarmantemente y necesitaba una reintroducción de individuos de otras poblaciones. Se buscaba conocer la filogeografía de los osos europeos para así saber qué población era la más parecida y que no estuviese en peligro para poder introducir individuos en Pirineos. Este estudio estableció las pautas de lo que serán el resto de trabajos posteriores

Taberlet & Bouvet analizaron 272 pares de bases de la región control del ADNmt en 60 individuos de toda Europa y obtuvieron 13 haplotipos en 17 poblaciones diferentes (Figura 3). Utilizando la nomenclatura que se usa actualmente, estos haplotipos europeos se agrupan en



dos grandes grupos monofiléticos llamados clados y definidos en Leonard *et al.* (2000). El clado

**Figura 3. a) Poblaciones de *U. arctos* en Europa analizadas en el trabajo de Taberlet & Bouvet (1994). (A) Pirineos, Francia. (B) Macizo Cantábrico, España. (C) Noruega. (D) Dalarna, Suecia. (E) Trentino, Italia. (F) Abruzzo, Italia. (G) Eslovenia. (H) Croacia. (I) Bosnia. (J) Grecia. (K) Bulgaria. (L) Rumanía. (M) Eslovaquia. (N) Estonia. (O) Laponia, Suecia. (P) Finlandia. (Q) Karelia, Rusia. b) Fenograma UPGMA.**

3, o linaje del este como se denomina en este trabajo, incluye a los osos del Este de Europa (Eslovaquia, Estonia, Laponia, Finlandia, Karelia, Estonia y Rumanía). El clado 1, o linaje del oeste, a los de la Europa occidental, que a su vez se divide en dos subclados: el del llamado refugio ibérico o subclado 1a (Pirineos, Macizo Cantábrico, Noruega y sur de Suecia) y el del refugio balcánico o subclado 1b (Italia –Abruzzo y Trentino –, Eslovenia, Croacia, Bosnia, Grecia y Bulgaria). A este clado se le llamó Clado 1, siendo el refugio ibérico el subclado 1a, y 1b el de los Balcanes.

Después de este trabajo han ido apareciendo distintos artículos con secuencias de ADNmt de oso pardo de diversos lugares del mundo, tanto actuales (Waits *et al.*, 1998; Masuda *et al.*, 1998; Matsushashi *et al.*, 1999, 2001; Shields *et al.*, 2000; Leonard *et al.*, 2000; Saarma *et al.*, 2007; Jackson *et al.*, 2008; Zachos *et al.*, 2008; Korsten *et al.*, 2009; Murtskhvaladze *et al.*, 2010; Kocijan *et al.*, 2011; Cronin *et al.*, 2013; Salomashkina *et al.*, 2014), como fósiles o históricos (Barnes *et al.*, 2002; Hofreiter *et al.*, 2004; Matheus *et al.*, 2004; Miller *et al.*, 2006; Valdiosera *et al.*, 2007, 2008, 2011; Bon *et al.*, 2008; Calvignac *et al.*, 2008, 2009; Bray, 2010; Münzel *et al.*, 2011; Davison *et al.*, 2011; Edwards *et al.*, 2011, 2014; Baca *et al.*, 2013; Bray *et al.*, 2013; Harington *et al.*, 2014; González-Fortes *et al.*, en prensa;) (Figura 4) que han ido completando los datos sobre la filogeografía del oso pardo. Estos trabajos se han realizado con diferentes fines, como los de conservación de la especie, translocación de ejemplares, filogeografía, etc. Debido a las mejores técnicas de secuenciación, cada vez se presentan más genomas mitocondriales completos de restos fósiles de oso pardo (Delisle & Strobeck, 2002; Bon *et al.*, 2008; Lindqvist *et al.*, 2010; Keis *et al.*, 2012; Hirata *et al.*, 2013). En la Figura 4, se observan las longitudes de las secuencias de ADNmt de los distintos trabajos y su posición. El pequeño espacio que se advierte en la región control, o D-Loop, en la mayor parte de secuencias, corresponde a una zona poli-T/C de longitud variable entre individuos.



Figura 4. Longitud de los fragmentos de ADNmt utilizados en diferentes trabajos sobre oso pardo (modificado de Davison *et al.*, 2011)

En la actualidad se definen 8 clados dentro de la filogenia mitocondrial del oso pardo (Figura 5). Seis de ellos se nombran numéricamente del 1 al 6, y los dos restantes son llamados por su localización geográfica: Irán y Norte de África.

Por un lado se agrupan los clados 1, 2 y 6. El clado 1, incluye principalmente a los osos de la Europa occidental, de Oriente Medio (Libano (Calvignac *et al.*, 2009)), Sur del Cáucaso e Irán (Hirata *et al.*, 2014) y dos ejemplares de Argelia, en el norte de África de cuyo origen se sugirió que podría estar mediado por acción humana (Calvignac *et al.*, 2008, 2009). El clado 2 incluye a los osos polares y oso pardos, fósiles y actuales, que han tenido un pasado de hibridación con los polares. Estos híbridos o sus descendientes se encuentran en Irlanda (Edwards *et al.*, 2011) y Norte América, en las islas de Admiralty, Baranof y Chichagof (ABC) (Cahill *et al.*, 2013). Esto convierte al grupo de los osos pardos y polares, en cuanto al ADNmt, en un grupo parafilético (Cronin *et al.*, 2013). Basal a este clado se encuentra un grupo aislado de osos pardos fosiles descritos por Calvignac en el Norte de África (Calvignac *et al.*, 2008). El clado 6, presente solamente en el desierto del Gobi y Pakistan, se asocia en algunos análisis con este grupo formado por los clados 1 y 2, como en el caso del árbol de la Figura 1 de Miller *et al.* (2006)

Por otra parte se agrupan los clados 3, 4 y 5 (Fig. 1 de Miller *et al.*, 2006; Figura 2 de Hirata *et al.* (2013)). El clado 3 es el más ubicuo, especialmente el subclado 3a, que está presente en Asia, Europa oriental, Japón y Norteamérica (Davison *et al.*, 2011). El 3b se localiza en Norteamérica y Japón, mientras que el 3c es un clado extinto de Norteamérica (Barnes *et al.*, 2002). El clado 4 se encuentra en Japón y Norteamérica. El clado 5 ha sido identificado en ejemplares del Tibet (Miller *et al.*, 2006).

Los clados de Irán y Norte de África no tienen una relación clara con estos dos grupos y no siempre ocupan la misma posición. Estos dos clados fueron descritos en los trabajos de



Calvignac *et al.* (2008, 2009) y Miller *et al.* (2006). El clado de Irán sólo se ha encontrado en ese país. En el caso del clado del Norte de África, aparece en Algeria y Marruecos.

Las relaciones, por una parte de los clados 1 y 2, y por otra del 3 y el 4 son bastante consistentes en todos los análisis. Sin embargo, las relaciones de estos con los clados 5, 6, Irán y Norte de África, no se han aclarado por el momento. No existe un árbol filogenético único, ya que al utilizar diferentes fragmentos de ADNmt, no siempre se obtienen los mismos resultados. Además no hay ningún trabajo en el que se incluyan todos los clados. A modo de ilustrar estas relaciones, se ha simplificado en la Figura 5 el árbol de Edwards *et al.* (2011), en el que no se individualizan los clados 5 y 6. En la Figura 6 se puede ver donde se localizan los distintos clados del oso pardo.

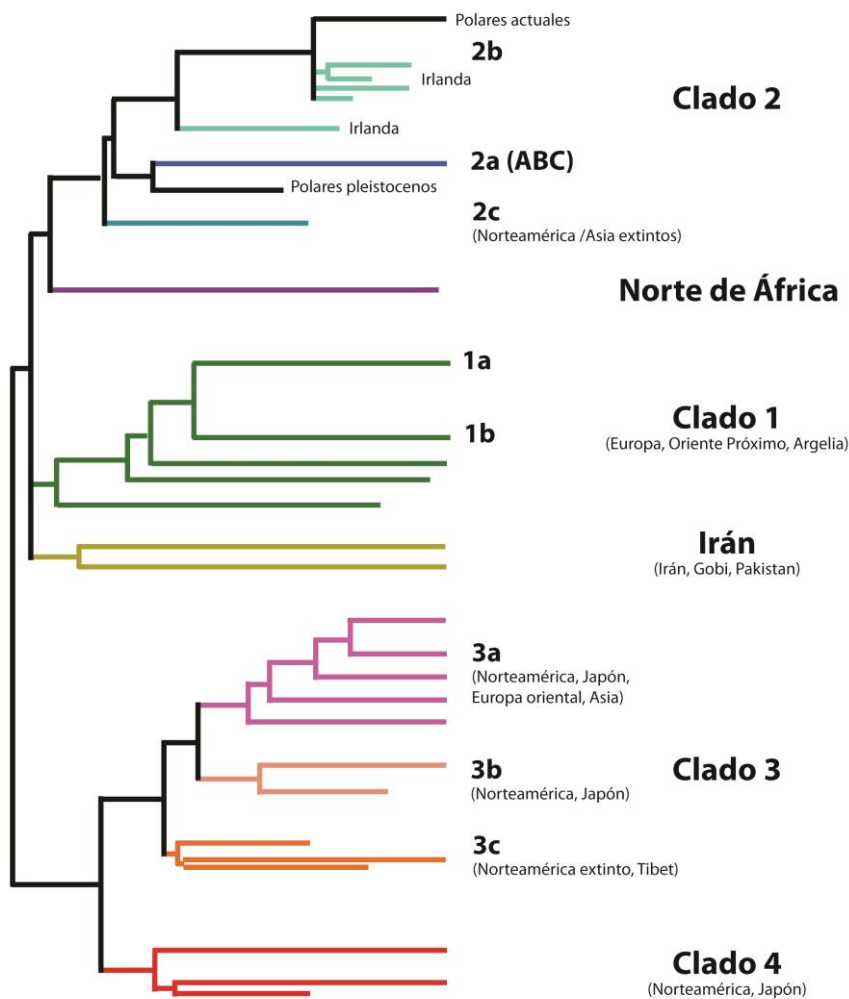


Figura 5. Árbol filogenético simplificado de Edwards *et al.* (2011)

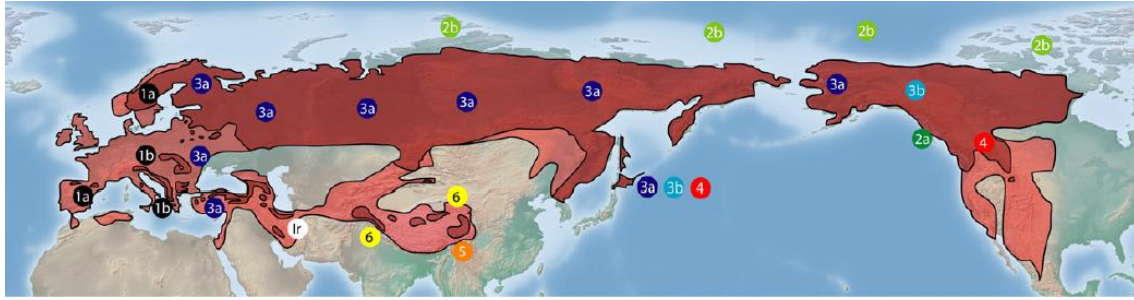


Figura 6. Mapa de la distribución actual (color oscuro) e histórica (color claro) del oso pardo y los clados que la ocupan (Davison *et al.*, 2011).

En el caso de la Península Ibérica, los trabajos que se han ocupado del estudio del ADNmt del oso pardo son los de Taberlet & Bouvet (1994) en osos actuales y Valdiosera *et al.* (2006, 2007, 2011) en osos fósiles. En el de Taberlet & Bouvet (1994) se analizaron las dos poblaciones actuales, la cantábrica y la pirenaica, obteniendo un único haplotipo en cada una de ellas. Valdiosera *et al.* (2006, 2007, 2011) analizaron fósiles Holocenos y del Pleistoceno Superior, además de osos actuales cantábricos, obteniendo para estos últimos resultados similares a los de Taberlet & Bouvet (1994). Entre los osos antiguos se identificaron un total de 10 haplotipos en una muestra de 19 fósiles ibéricos.

### 6.1.3. Objetivos de este estudio

En el presente trabajo se han estudiado restos de oso pardo a distintos niveles. Además de a nivel morfológico e isotópico, también se ha estudiado a nivel genético 14 muestras de individuos actuales y 3 de ejemplares de museo, todos ellos de la Península Ibérica a partir de las cuales se han obtenido secuencias de ADNmt en la Universidad de A Coruña. Para completar el estudio filogeográfico se ha tenido acceso a 28 secuencias de ADNmt procedentes de restos fósiles de oso pardo de la Península Ibérica, que fueron obtenidos en la Universidad de York (González-Fortes *et al.*, en prensa). Así, el presente estudio contribuirá a investigar la distribución y dinámica poblacional de los osos pardos ibéricos a lo largo del tiempo, en un periodo que abarca desde el Pleistoceno Superior hasta la actualidad.

El objetivo de este capítulo es analizar las secuencias de ADNmt de osos fósiles y actuales de la Península Ibérica y sus relaciones filogenéticas. Se integrarán los datos genéticos, geográficos y cronológicos a fin de caracterizar la dinámica demográfica de las poblaciones de oso pardo en la Península Ibérica. También se discutirá la teoría del refugio glacial ibérico. Por último, se buscarán posibles vías migracionales, inter e intracontinentales, de las poblaciones de oso pardo.

## 6.2. Material y métodos

### 6.2.1. Material biológico

Para obtener las secuencias de los individuos actuales se han utilizado muestras de pelo de oso pardo recogidas en el campo y otras procedentes de colecciones cuya naturaleza está recogida en la Tabla 1.

**Tabla 1. Muestras de oso pardo reciente y quién las proporcionó para poder realizar este estudio.**

Sigla	Tejido	Muestra proporcionada por:
MZB 82-7821	Piel de museo	Museu de Ciències Naturals de Barcelona
MZB 82-7822	Piel de museo	Museu de Ciències Naturals de Barcelona
MZB 82-7388	Piel de museo	Museu de Ciències Naturals de Barcelona
Pi-1	Mechón de pelo recogido en el campo	Equipo de Seguimiento y Guarda del Oso del Consell de la Vall d'Aran
F-1	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
F-2	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Ua63	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Ua110	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Ua134	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Ua136	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Ua141	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Ua142	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Ua151	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Ua211	Piel incautada a furtivos	FAPAS
Ua230	Mechón de pelo recogido en el campo	FAPAS
Quirós	Fragmento de músculo recogido durante la necropsia	Dr. Juan Francisco García Marín en la Facultad de Veterinaria de León
Cráneo 1	Restos momificados de tejido del paladar	Dra. Ana C. Pinto Llona

### 6.2.2. Extracción de ADN y secuenciación

La extracción y secuenciación de estas muestras corrió a cargo de AllGenetics & Biology S.L. (<http://allgenetics.eu>). El ADN se extrajo con el kit RealPure Microspin (Duviz). Los primers empleados para todas las muestras excepto para las proporcionadas por el Museu de Ciències Naturals de Barcelona fueron Ua\_CR5\_F (5' AGA CCT ACT AAC ACT AAC AT) y Ua\_CR5\_R (5' TAA AAG ATA CCA AAT GCA TG) (diseño de AllGenetics) para el extremo 5' de la región control, y CbM1 (5' CTC ACA TGG AAT CTA ACC ATG AC) y CbMR2 (5' AGG GAA TAG TTT AAA TAG AAT TTC AGC) (Matsushashi *et al.*, 1999) para el gen del Citocromo B. Para las muestras del Museu de Ciències Naturals de Barcelona se optó por secuencias más cortas, utilizando los primers URSUSF1 (5' CAG CAC CCA AAG CTA ATG TTC) y URSUSR1 (5' GCA CGA KMT ACA TAG GGG) (Valdiosera *et al.*, 2007), y L16164 (5' GCC CCA TGC ATA TAA GCA TG) y H16299 (5' GGA GCG AGA AGA GGT ACA CGT) (Hänni *et al.*, 1994).

Las secuencias de González-Fortes *et al.* (en prensa) constan de 127 pares de bases (pdb) (ver ANEXO II), y se sitúan entre las posiciones 16149 y 16545 con respecto al genoma mitocondrial completo EU497665 (Bon *et al.*, 2008).

### 6.2.3. Compilación de la base de datos de ADNmt

Para la realización de este capítulo se ha compilado una base de datos de secuencias de ADNmt de oso pardo procedentes de este estudio, del GenBank y del artículo de González-Fortes *et al.* (en prensa). Todas las secuencias recuperadas se alinearon utilizando el programa MEGA versión 5 (Tamura *et al.*, 2011).

A partir de las secuencias alineadas y en función de su longitud, se prepararon tres conjuntos de datos para su análisis posterior:

- **Clado 1: secuencias cortas.** Incluye 124 secuencias con una longitud de 78 pdb (posiciones 16461-16525 y 16533-16545 de EU497665). La resolución del análisis es mayor cuantos más pares de bases se utilicen (Keis *et al.*, 2012), sin embargo en este caso hemos optado por hacer uno de los análisis con secuencias más cortas pero incluyendo mayor número de individuos, ya que en algunos casos se observaron resultados más congruentes al introducir un mayor número de secuencias (Valdiosera *et al.*, 2007, 2008).
- **Subclado 1a: secuencias largas.** De forma paralela, para complementar y observar las relaciones de forma más robusta se han utilizado para el subclado 1a, las secuencias más largas posibles (127 pdb en las posiciones: 16317-16353, 16357-16378 y 16461-16525 de EU497665) que incluyesen fósiles ibéricos, aunque no se pudiesen incluir los individuos estudiados en esta tesis, pues sus secuencias son más cortas.
- **Clado 4.** En los análisis preliminares la muestra de Sumio de Casares (haplotipo SC) no se circunscribía al clado 1, por lo que se ha hecho un análisis con secuencias de otros clados (ver Figura 1 en ANEXO II) y se ha visto que se relacionaba con las del clado 4, por lo que se ha analizado por separado. Se ha hecho una base de datos con 22 secuencias diferentes, con una longitud de 94 pdb (posiciones 16456 – 16545 de EU497665).

Los distintos haplotipos se determinaron con el programa DnaSP v5 (Librado & Rozas, 2009). Las secuencias alineadas se exportaron en formato FASTA y se importaron en el software PopART (disponible en <http://popart.otago.ac.nz>) donde se calculó su relación genética por medio de un análisis de “median joining” (Bandelt *et al.*, 1999) utilizando los parámetros por defecto (Epsilon = 0). El resultado de dicho análisis se representa mediante un diagrama network. En algunos casos se realizó un árbol “Neighbor Joining”

En las tablas Tabla 2 y Tabla 3 se encuentran los datos de los restos que se han estudiado en esta tesis y la descripción de la información genética disponible. En las tablas Tabla 4 y Tabla 5 se encuentra la información referente a las secuencias incluidas en las bases de datos compiladas para los clados 1 y 4.

**Tabla 2.** Restos óseos estudiados en esta tesis para los que se dispone de información genética. Se incluye su sigla, tipo de hueso, código de laboratorio, datación calibrada, sexo (M: macho, H: hembra) y haplotipo (Haplo). Las secuencias se han publicado en González-Fortes *et al.* (en prensa).

Cueva	Sigla	Hueso	Código	Datación (calBP)	Sexo	Hapl	Observ
Galicia							
Arcoia	ARLU-40	Radio	BB-A5	-	-	-	No conservaba ADN
	ARLU-39	Húmero	BB-A1, BB-A1r	<40000	M?	-	No conservaba ADN
	ARLU-42	Pelvis	BB-A2	36093 ± 1065	M	10	
Longo de Meu	LOME-1	Costilla	BB-LO1	9140 ± 81	-	3	
Pala Paleira	SIPA-190	Costilla	BB-SP5	7340 ± 55	-	3	
	SIPA-1	Costilla	BB-SP3	7341 ± 55	H	3	
	SIPA-166	Fémur	BB-SP4	7468 ± 31	M	3	
	SIPA-61	Tibia	BB-SP2	8039 ± 58	H?	3	
	SIPA-2	Fémur	BB-SP1	<40000	H	10	
Purruñal	PUR-LU-9	Costilla	BB-P2	8641 ± 122	M	3	Son el mismo individuo
	PUR-LU-75	Costilla	BB-P1	8641 ± 122	M	3	
Sumio de Casares	CAL-1	Cráneo	BB-SC1	30833 ± 381	H	SC	
Tarelo	TA-176	Costilla	BB-T1	8274 ± 86	H?	3	Datación de la cueva, no de los individuos
	Ta-Lu-C-60	Costilla	BB-T2	8274 ± 86	H?	3	
Asturias							
Cincho de Valdejorada	CCV027	Costilla	-	-	-	-	No conservaba ADN
Cuetu Blanco	CB-015	Costilla	BB-CB1	9703 ± 82	M	3	
La canal Fuerte	LCF-96-025	Costilla	BB-CF1	10216 ± 28	M	3	
	LCF-158	Costilla	BB-CF2	9394 ± 58	¿?	5	
Pozu la Cigacha	CGLL-051	Ulna	BB-PC2	7619 ± 30	M?	3	
	CGLL-050	Ulna	BB-PC1	8265 ± 52	M?	5	
Pozu la Veiga'l Retuertu	PUR-015	Húmero	BB-PV1	10404 ± 81	M	3	
Pozo Toneyo	RT-001	Cráneo	BB-RT1	9831 ± 82	M	3	
Somiedo	SH5-S29-002	Costilla	BB-S6	-	-	3	
	SH5-98-S28-095	Húmero	BB-S2	10105 ± 110	M	3	
	SH5-97-U29-59	Costilla	BB-S4	4648 ± 134	-	4	
	SH5-97-U28-7	Costilla	BB-S5	4836 ± 15	-	4	
	SH5-97-V29-1	Costilla	BB-S3	7924 ± 41	-	3	
	SH5-98-S28-082	Costilla	BB-S1	9681 ± 74	-	3	
Cantabria							
Gonzalo Palomar	GP-1	Mandíbula	BB-GP1	2442 ± 61	H	6	

**Tabla 3.** Osos de poblaciones actuales de la Península Ibérica secuenciados en este estudio. CB = Citocromo B; RC = región control. M = macho, H = hembra.

ID	Procedencia	Población	Fecha	Sexo	Hapl	Pdb	Región ADNmt
MZB 82-7821	-	Pirineos	1920	H	-		
MZB 82-7822	Caldes de Boí (Lleida)	Pirineos	1919	M	-		
MZB 82-7388	Civís (Lleida)	Pirineos	1922		2	135	RC
Pi-1	Valle de Arán (Lleida)	Pirineos	2011		-		
F-1	Somiedo (Asturias)	Cantábrica	2010		-		
F-2	Teverga (Asturias)	Cantábrica	2011		-		
Quirós	Quirós (Asturias)	Cantábrica	2014	M	1 / 1a	1605	CB + RC
Ua63	Teverga (Asturias)	Cantábrica	2009	M	1 / 1a	1560	CB + RC
Ua110	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2007		1 / 1a	986	CB + RC
Ua134	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2009	H	1 / 1a	1573	CB + RC
Ua136	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2009	M	-		
Ua141	Teverga (Asturias)	Cantábrica	2009	M	1 / 1a	1605	CB + RC
Ua142	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2009	H	-		
Ua151	Proaza (Asturias)	Cantábrica	2009	H	1 / 1a	1604	CB + RC
Ua211	Somiedo (Asturias)	Cantábrica	1991	H	-		

Ua230	Piedras Luengas (Palencia)	Cantábrica	2012	M	-		
Cráneo 1	Asturias	Cantábrica	S XX	H	-		

Tabla 4. Base de datos del Clado1. \* Calibrado según (Knapp *et al.*, 2009).

Haplotipo		GenBank	Procedencia	Datación (Datación Cal BP)	Referencia
C	L				
Subclado 1a					
1	1a	---	Asturias	Actual	Este trabajo
	-	EU400205	Asturias	Actual	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
	-	X75865	Asturias/Cantabria	Años 90	Taberlet & Bouvet (1994)
	-	EU400207	Tielve (Asturias)	40	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
	-	AM411397	Akouker (Algeria)	1550 ± 40 (1453 ± 51)	Calvignac <i>et al.</i> (2008)
	-	AM411398	Akouker (Algeria)	1679 ± 35 (1606 ± 53)	Calvignac <i>et al.</i> (2008)
	1b	KM886421	Dalarna (Suecia)	1864 dC	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
2	-	---	Civis (Lleida) - Pirineos	1922 dC	Este trabajo
	-	X75878	Pirineos (Francia)	Años 90	Taberlet & Bouvet (1994)
	2a	EF488497	Navacepeda de Tormes (Ávila)	350 ± 40 (405 ± 63)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	2b	EF488495	Mont Ventoux (Francia)	1570 ± 35 (1467 ± 44)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	2b	EF488491	Mont Ventoux (Francia)	1790 ± 55 (1718 ± 79)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	2c	EU400178	Palencia	---	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
3	-	EU400211	Maza Cotina (Burgos)	1695 ± 35 (1621 ± 54)	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
	3	EF488503	Las Motas (Cuevas del Somo, Burgos)	4624 ± 45 (5381 ± 62)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	3	EF488490	GEE (Cuevas del Somo, Burgos)	5380 ± 45 (6167 ± 91)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	3	EU400179	Cueva de Tresmajuelos (Burgos)	6325 ± 50 (7254 ± 57)	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
	-	---	Pena Paleira	6387 ± 43 (7340 ± 55)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Pena Paleira	6390 ± 45 (7341 ± 55)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Pena Paleira	6548 ± 45 (7468 ± 31)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Pozu la Cigacha	6750 ± 40 (7619 ± 30)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	La Sima de los Osos (Somiedo)	7100 ± 40 (7924 ± 41)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Pena Paleira	7201 ± 46 (8039 ± 58)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Tarelo	7460 ± 95 (8274 ± 86)	González-Fortes et al. (en prep)
	3	EF488487	Vallecampo (Montes del Somo, Burgos)	7500 ± 55 (8304 ± 67)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	-	---	Purruñal	7815 ± 80 (8641 ± 122)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Longo de Meu	8180 ± 40 (9140 ± 81)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	La Sima de los Osos (Somiedo)	8720 ± 40 (9681 ± 74)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Cuetu Blanco	8730 ± 40 (9703 ± 82)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Pozo Toneyo	8800 ± 40 (9831 ± 82)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	La Sima de los Osos (Somiedo)	8990 ± 50 (10105 ± 110)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	La Canal Fuerte	9045 ± 55 (10216 ± 28)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Pozo La Veiga'l Retuertu	9240 ± 40 (10404 ± 81)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	La Sima de los Osos (Somiedo)	---	González-Fortes et al. (en prep)
	3	EU400176	La Machorra (Burgos)	---	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
	3	EU400177	Cova do Eixe (Lugo)	---	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
	4	-	---	La Sima de los Osos (Somiedo)	4115 ± 95 (4648 ± 134)
-		---	La Sima de los Osos (Somiedo)	4250 ± 30 (4836 ± 15)	González-Fortes et al. (en prep)
5	-	---	Pozu La Cigacha	7430 ± 40 (8265 ± 52)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	La Canal Fuerte	8370 ± 40 (9394 ± 58)	González-Fortes et al. (en prep)
6	-	EU400209	Aketegi II (Gipuzkoa)	1640 ± 35 (1523 ± 61)	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
	-	---	Gonzalo Palomar	2410 ± 30 (2442 ± 61)	González-Fortes et al. (en prep)
7	7	EF488502	Las Motas (Cuevas del Somo, Burgos)	---	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
8	8	KM886414	Telemark fylke (Noruega)	1907 dC	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
	8	KM886415	Buskerud fylke, Telemark fylke (Noruega)	1862 – 1905 dC	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
	-	EU400210	La Paloma (Asturias)	6145 ± 160 (7024 ± 192)	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
	-	EU400208	Villavieja (Castellón)	---	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
9	9	EF488489	Cantabria	---	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
10	-	---	Arcoia	31710 ± 720 (36093 ± 1065)	González-Fortes et al. (en prep)
	-	---	Pena Paleira	> 40000	González-Fortes et al. (en prep)
	10	EU400183	Valdegoba (Burgos)	Pleistoceno	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
11	11	EF488504	Cueva Mayor, Atapuerca (Burgos)	17440 ± 425 (20893 ± 562)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	11	EU400181	Valdegoba (Burgos)	Pleistoceno	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
12	12	EF488488	Grotta Beatrice Cenci (Abruzzo, Italia)	16440 ± 65 (19747 ± 293)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
13	13	EU400182	Valdegoba (Burgos)	Pleistoceno	Valdiosera <i>et al.</i> (2008)
14	14	EU497665	Guzet (Pirineos, Francia)	---	Bon <i>et al.</i> (2008)
15	-	X75871	Noruega	Actual	Taberlet & Bouvet (1994)
	15a	KM886429	Bohuslän, Dalarna, Dalsland, Gävleborg, Värmland, Västergötland (Suecia)	1830 – 1848 dC	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
	15b	JF900175	Poll na mBéar Cave (Leitrim, Irlanda)	2956 ± 33 (3137 ± 58)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
	15c	JF900167	Poll na mBéar Cave (Leitrim, Irlanda)	3517 ± 31 (3791 ± 50)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
	15d	JF900174	Poll downin Cave (Sligo, Irlanda)	4136 ± 37 (4693 ± 92)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
	15e	JF900166	Poll na mBéar Cave (Leitrim, Irlanda)	4520 ± 37 (5182 ± 92)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
	-	---	Raven Scar Cave (North Yorkshire, England)	9000 ± 40 (10195 ± 26)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
	-	---	Victoria Cave (North Yorkshire, England)	10080 ± 55 (11644 ± 190)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
	-	---	Victoria Cave (North Yorkshire, England)	12125 ± 50 (14149 ± 236)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
	15a	JF900158	Carsington Pasture Cave (Derbyshire, Inglaterra)	12143 ± 46 (14173 ± 232)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
	-	---	Sewell's Cave (North Yorkshire, England)	12230 ± 50 (14287 ± 245)	Edwards <i>et al.</i> (2014)

	-	---	Victoria Cave (North Yorkshire, England)	12250 ± 55 (14322 ± 262)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
	-	---	Kinsey Cave (North Yorkshire, England)	12315 ± 55 (14465 ± 339)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
	-	---	Kinsey Cave (North Yorkshire, England)	12465 ± 65 (14754 ± 311)	Edwards <i>et al.</i> (2014)
16	16a	L38271	Dalarna (Suecia)	Actual	Kohn <i>et al.</i> (1995)
	16a	KM886408	Dalarna, Härjedalen, Jämtland (Suecia)	1842 - 1928	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
	16b	KM886442	Hedmark fylke (Noruega)		
	16b	AY082845/81	Närke, Värmland (Suecia)	1844 - 1860	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
			Bear Cave (Escocia)	2673 ± 54 (2803 ± 40)	Barnes <i>et al.</i> (2002)
17	17	KM886413	Buskerud fylke, Hordaland fylke, Oppland fylke (Noruega); Värmland (Suecia)	1800 - 1927 dC	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
18	18	KM886438	Dalarna, Värmland (Suecia)	1869 - 1927 dC	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
19	19	KM886441	Norrland (Suecia)	1865 dC	Xenikoudakis <i>et al.</i> (2015)
<b>Subclado 1b</b>					
20	-	FN292971	Líbano	S. XIX	Calvignac <i>et al.</i> (2009)
21	-	EF488494	Mont Ventoux (Francia)	6525 ± 50 (7434 ± 50)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	-	---	Hohle 92/2 Barenloch (Suiza)	9700 ± 80 (11036 ± 152)	Bray (2010)
	-	---	Laufenberg (Austria)	9810 ± 70 (11241 ± 51)	Bray (2010)
	-	---	Napflucke (Austria)	9985 ± 57 (11468 ± 130)	Bray (2010)
	-	---	Grotta d'Ernesto (Italia)	11900 ± 33 (13794 ± 140)	Bray (2010)
22	-	HQ602651	Croacia	Actual	Kocijan <i>et al.</i> (2011)
	-	X75877	Eslovenia, Croacia, Bosnia, Trentino (Italia)	Actual	Taberlet & Bouvet (1994)
	-	EF488500	Wysburg (Thuringia, Alemania)	S. XII-XIV	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	-	---	Grubenlocher (Austria)	1805 ± 35 (1752 ± 47)	Bray (2010)
	-	---	Barenloch (Austria)	2485 ± 20 (2599 ± 81)	Bray (2010)
	-	---	Feistritz (Austria)	2935 ± 25 (3099 ± 50)	Bray (2010)
	-	---	Gemshöhle (Austria)	3130 ± 35 (3354 ± 38)	Bray (2010)
	-	---	Barenggraben hintersilberen (Suiza)	3275 ± 50 (3510 ± 56)	Bray (2010)
	-	---	Windorgel (Austria)	3321 ± 40 (3554 ± 56)	Bray (2010)
	-	EF488505	Mont Ventoux (Francia)	3445 ± 40 (3730 ± 72)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	-	---	Rabenmaurhohle (Austria)	3643 ± 41 (3983 ± 70)	Bray (2010)
	-	EF488499	Bad Frankenhausen (Alemania)	5210 ± 35 (5965 ± 28)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
	-	JQ823238	Virksund (Dinamarca)	5310 ± 20 (6098 ± 62)	Bray <i>et al.</i> (2013)
	-	---	Notenthalhohle (Austria)	5325 ± 40 (6107 ± 71)	Bray (2010)
	-	---	Allander Tropfsteinhohle (Austria)	10870 ± 80 (12841 ± 90)	Bray (2010)
	-	---	Neue Laubenstein-Barenhohle (Alemania)	11872 ± 92 (13784 ± 161)	Bray (2010)
	-	---	Brunnenschacht (Austria)	Holoceno?	Bray (2010)
	-	---	Seekarlhohle (Austria)	Holoceno?	Bray (2010)
	-	---	Burianhohle (Austria)	Holoceno?	Bray (2010)
	-	---	Barenkammer (Austria)	Holoceno?	Bray (2010)
	-	---	Gemshöhle (Austria)	Holoceno?	Bray (2010)
23	-	JF900163	Castlepook Cave (Irlanda)	33310 ± 770 (38371 ± 1630)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
	-	JF900164	Castlepook Cave (Irlanda)	42618 ± 628 (42546 ± 993)	Edwards <i>et al.</i> (2011)
24	24	AJ809334	Winden (Austria)	39340 (40020)*	Hofreiter <i>et al.</i> (2004)
25	-	AP012591	Bulgaria	Actual	Hirata <i>et al.</i> (2013)
26	-	HQ602652	Croacia	Actual	Kocijan <i>et al.</i> (2011)
27	-	HQ602653	Croacia	Actual	Kocijan <i>et al.</i> (2011)
	-	X75867	Croacia	Actual	Taberlet & Bouvet (1994)
28	-	DQ914411	Grecia (Zoo)	Actual	Miller <i>et al.</i> (2006)
29	-	X75862	Abruzzo (Italia)	Actual	Taberlet & Bouvet (1994)
30	-	X75864	Bulgaria	Actual	Taberlet & Bouvet (1994)
	-	EF488501	Dienstedt (Thuringia, Alemania)	1665 ± 35 (1580 ± 38)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
31	-	X75870	Grecia	Actual	Taberlet & Bouvet (1994)
32	-	EF488493	Mont Ventoux (Francia)	1750 ± 30 (1662 ± 40)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
33	-	EF488492	Mont Ventoux (Francia)	3845 ± 40 (4276 ± 85)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)
34	-	EF488496	Mont Ventoux (Francia)	4645 ± 40 (5391 ± 57)	Valdiosera <i>et al.</i> (2007)

Tabla 5. Base de datos del Clado 4.

Hap.	GenBank	Procedencia	Datación (Datación Cal BP)	Referencia
1	DQ914292	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
	AY082875-AY082839	Sixty Mile, L3 (Yukon, Canadá)	35970 ± 660 (40713 ± 1004)	Leonard <i>et al.</i> , (2000)
	---	Irtys River (Urales, Rusia)	43600 ± 1500 (47244 ± 1999)	Bray (2010)
2	DQ914298	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
	U34271	Banff National Park (Alberta)	Actual	Paetkau & Strobeck (1996)
	AF303110	Norteamérica	Actual	
	JQ364966	Champlain Sea (Saint-Nicolas, Quebec, Canadá)	9880 ± 35 (9329 ± 30)	Harington <i>et al.</i> , (2014)
	AY082874-AY082838	Ice Cave (Wyoming, EEUU)	Holoceno	Barnes <i>et al.</i> (2002)
	AY796010-AY796011	Edmonton (Alberta, Canadá)	25210 ± 560 (30140 ± 655)	Matheus <i>et al.</i> (2004)
			27410 ± 200 (32022 ± 194)	
3	DQ914389	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
4	DQ914400	Canadá, Estados Unidos	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)

		continentales, Méjico		
5	DQ914311	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
6	DQ914398	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
7	DQ914294	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
8	DQ914332	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
9	DQ914351	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
10	DQ914362	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
11	DQ914293	Canadá, Estados Unidos continentales, Méjico	Actual, histórico	Miller <i>et al.</i> , (2006)
12	---	Sumio de Casares	25780 ± 220 (30833 ± 381)	González-Fortes <i>et al.</i> (en prep)
13	AB013061	S Hokkaido (Japón)	Actual	Matsuhashi <i>et al.</i> (1999)
14	AB013062	S Hokkaido (Japón)	Actual	Matsuhashi <i>et al.</i> (1999)
15	AB013063	S Hokkaido (Japón)	Actual	Matsuhashi <i>et al.</i> (1999)

## 6.3. Resultados

### 6.3.1. Haplotipos identificados

Entre las secuencias cortas del Clado 1 se identificaron un total de 34 haplotipos diferentes (Tabla 4), perteneciendo 19 al subclado 1a y los 15 restantes al 1b. Esta diferenciación se ha hecho en base a análisis preliminares y datos bibliográficos. De estos 19 haplotipos del subclado 1a, 12 están presentes en la Península Ibérica, y de estos 12, tres de ellos también se encuentran en otros puntos geográficos del otro lado de los Pirineos. Es el caso del haplotipo 1, presente también en Algeria (Calvignac *et al.*, 2008) y en Suecia (Xenikoudakis *et al.*, 2015); del 2 que aparece en Francia (Taberlet & Bouvet, 1994; Valdiosera *et al.*, 2007); y del 8 en Noruega (Xenikoudakis *et al.*, 2015). Los otros 7 haplotipos del subclado 1a que no aparecen en la Península Ibérica se encontraron en las Islas Británicas (haplotipos 15 y 16) (Barnes *et al.*, 2002; Edwards *et al.*, 2014), Italia (haplotipo 12) (Valdiosera *et al.*, 2007), en Escandinavia (haplotipos 15, 16, 17, 18 y 19) (Taberlet & Bouvet, 1994), y en la parte francesa de los Pirineos (haplotipo 14) (Bon *et al.*, 2008).

En el caso de las secuencias largas del subclado 1a, se identificaron un total de 24 haplotipos diferentes (Tabla 4), de los cuales 9 se encuentran en la Península Ibérica (haplotipos 1a, 2a, 2c, 3, 7, 9, 10, 11 y 13). Si bien, cabe destacar que con las secuencias largas hay muchas menos muestras de la Península Ibérica. Fuera de la Península Ibérica, las secuencias de este subclado 1a se encuentran en muestras de Francia (haplotipos 2b y 14) (Valdiosera *et al.*, 2007; Bon *et al.*, 2008), Escandinavia (haplotipos 1b, 8, 15a, 16a, 16b, 17, 18 y 19) (Xenikoudakis *et al.*, 2015), Italia (haplotipo 12) (Valdiosera *et al.*, 2007) y las Islas Británicas (haplotipos 15a, 15b, 15c, 15d y 16b) (Barnes *et al.*, 2002; Edwards *et al.*, 2011, 2014). Para el análisis de las secuencias largas se ha añadido también la secuencia de Winden (haplotipo 24) de edad Pleistocena y que es basal para el subclado 1b.

En ambas bases de datos, el haplotipo más numeroso de la Península Ibérica es el 3, siendo el único haplotipo holoceno de Galicia.



Al aumentar el número de pares de bases, aumenta la resolución de las secuencias, y así se puede observar en la Tabla 4 que los haplotipos identificados en base a las secuencias cortas se subdividen en varios haplotipos cuando utilizamos las secuencias largas.

### 6.3.2. El Oso pardo de la península ibérica

#### 6.3.2.1. Haplotipos presentes en la Península Ibérica

Las secuencias genéticas de ADNmt de osos pardos de la Península Ibérica están contenidas en los siguientes trabajos: González-Fortes *et al.* (en prensa), Taberlet & Bouvet (1994), Valdiosera *et al.* (2007, 2008), además de las nuevas secuencias de individuos actuales que aportamos aquí. En total son 49 secuencias cortas de otros tantos individuos diferentes que se agrupan en 14 haplotipos. Todas, excepto 2, pertenecen al subclado 1a, o ibérico. Todas las secuencias presentes en la Península Ibérica se han representado en un network (Figura 7).

En el network se identifican dos secuencias alejadas del subclado 1a, mayoritario en la Península Ibérica: por una parte la de la cueva de Arlanpe en Lemoa, Bizkaia (haplotipo AR; genbank: EU400180), con una edad de  $31879 \pm 349$  calBP, que pertenece al Subclado 3c (Valdiosera *et al.*, 2008, 2011; Bray, 2010) y la de Sumio de Casares en Zanfoga, Lugo (haplotipo SC) procedente de las muestras estudiadas en esta tesis y que se agrupa con los osos del clado 4. En la cueva de Arlanpe se mencionan otros restos que pertenecen al subclado ibérico, pero no se aporta cronología o secuencia (Valdiosera *et al.*, 2011). Estos dos ejemplares están alejados del subclado 1a por 8 mutaciones de distancia. Su presencia en la Península es en principio desconcertante, ya que el subclado 3c al que pertenece Arlanpe sólo se ha encontrado en Norteamérica y está extinto en la actualidad, y el clado 4 está presente en la actualidad en Norteamérica y Japón.

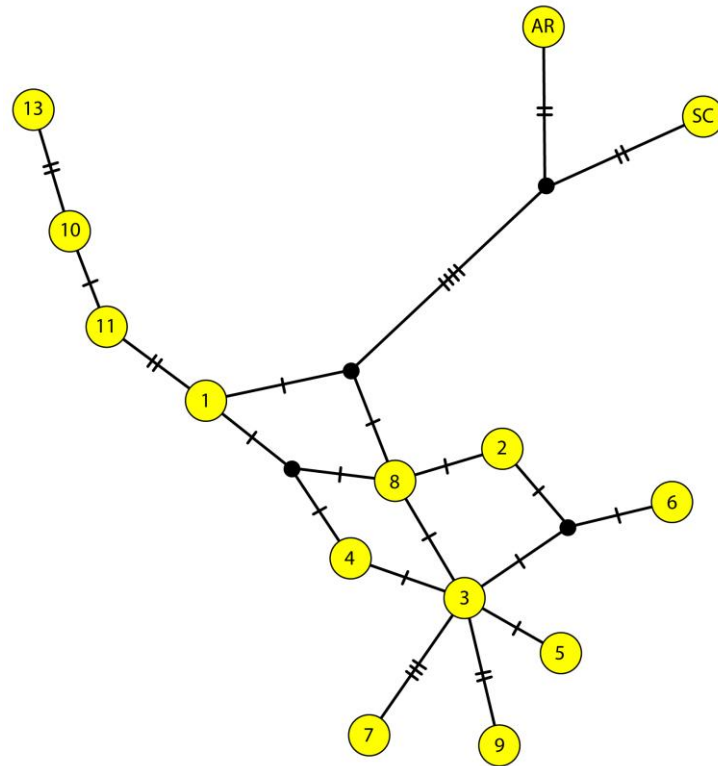
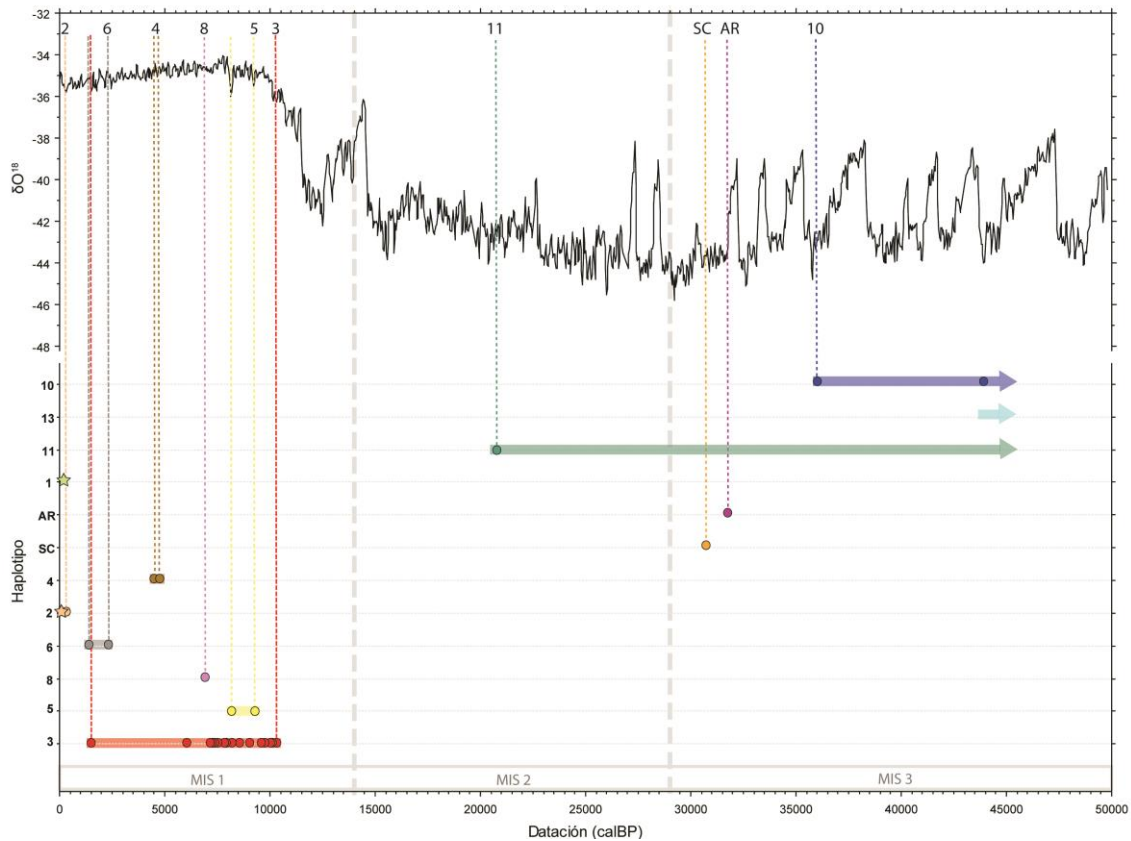


Figura 7. Network en el que se representan los haplotipos de ADNmt ibéricos fósiles y actuales y su relación. Las líneas perpendiculares representan el número de mutaciones y los puntos negros son haplotipos hipotéticos no encontrados que se situarían en las bifurcaciones. La información sobre los números de los haplotipos se encuentra en la Tabla 4. SC = Sumio de Casares, AR = Arlanpe.

#### 6.3.2.2. Cronología de los haplotipos

Confrontando las muestras ibéricas y sus dataciones con la curva climática de  $\delta^{18}\text{O}$  (Andersen *et al.*, 2004) (Figura 8) se puede observar que la mayor parte de los restos son Holocenos (35), siendo el de datación más antigua el del Pozo La Veiga'l Retuertu, Asturias ( $10404 \pm 81$  cal BP). Los restos Pleistocenos (7) son del MIS 3 o anteriores, y sólo uno del MIS 2.



**Figura 8. Haplotipos que aparecen en la Península Ibérica, sus dataciones y curva climática. Al no tener una datación directa los individuos de Valdegoba se representan como edad incierta y >40.000 (flechas). Los fósiles se representan con círculos y los actuales con una estrella.**

Existe por tanto un vacío en el registro fósil en el MIS 2, aunque este efecto podría ser debido a la escasez de dataciones en un registro fósil que se sabe más extenso, ya que del total de los yacimientos ibéricos en los que se menciona la presencia de oso pardo, sólo una cuarta parte cuentan con dataciones directas (García-Vázquez *et al.*, 2015). Sin embargo la intensidad del muestreo y datación de los individuos en el NW peninsular, objeto de esta Tesis doctoral, incrementa ampliamente esta relación ya que el número de muestras datadas casi duplica el de cuevas estudiadas. Esto permite suponer que, al menos en la zona cantábrica, y a falta de nuevos hallazgos y dataciones, se podría dar como extirpado el oso pardo durante el MIS 2.

Los haplotipos Pleistocenos del subclado 1a son 10, 11 y 13, de un total de 6 individuos. El haplotipo 11 es el único que se encuentra en el MIS 2.

Los dos individuos con clados foráneos (clados 4 y 3c) aparecen en una época fría y muy concreta, hacia el final del MIS 3. Por el momento no se conocen otros representantes de estos clados ni en la Península Ibérica ni en Europa Occidental. Los más cercanos del clado 4 son individuos históricos del Cáucaso (Bray, 2010), mientras que el clado 3c, sólo aparece en fósiles de Norteamérica (Barnes *et al.*, 2002). El individuo de Arlanpe es un macho, y por lo tanto, podría haber entrado en la península en busca de nuevo territorio. Sin embargo, la cueva Sumio de Casares está muy alejada de la vía de entrada de la Península, y en este caso se trata de una hembra, la cual tendría un territorio más pequeño y menor movilidad. Por este motivo podríamos suponer que este individuo es el único localizado de una población que

pudo ser más numerosa en el comienzo del LGM en la Península Ibérica. Sin embargo, la distribución fósil y actual de estos haplotipos, ausentes por completo en la Europa occidental, nos induce a no considerarlos representantes de una población foránea extensa, sino que probablemente se trate de individuos divagantes que consiguieron colonizar territorios donde el oso pardo pleistoceno ya había sido extirpado, como parece ser el caso al menos en el NW de la península (García-Vázquez *et al.*, 2011). Además todo parece indicar que estos dos linajes se extinguieron en el MIS 2 sin contribuir al pool génico de los osos peninsulares, ya que no quedan rastros de su herencia mitocondrial en las poblaciones holocenas.

### 6.3.3. Haplotipos pleistocenos foráneos

La presencia de dos haplotipos foráneos en la Península Ibérica lleva al planteamiento de una cuestión fundamental: ¿de dónde proceden estos individuos, aparentemente aislados en la Península Ibérica? Analizando la secuencia de Sumio de Casares con las de otros individuos de otros clados, se obtiene una coincidencia con el clado 4. Concretamente está relacionado con individuos actuales del suroeste de Canadá, donde los individuos del clado 4 son el remanente de una población más extensa, cuyo rango del pasado llegó hasta México (Miller *et al.*, 2006) y hasta la costa este canadiense (Harington *et al.*, 2014). También está presente en el Sur de Japón (Matsushashi *et al.*, 1999; Hirata *et al.*, 2013).

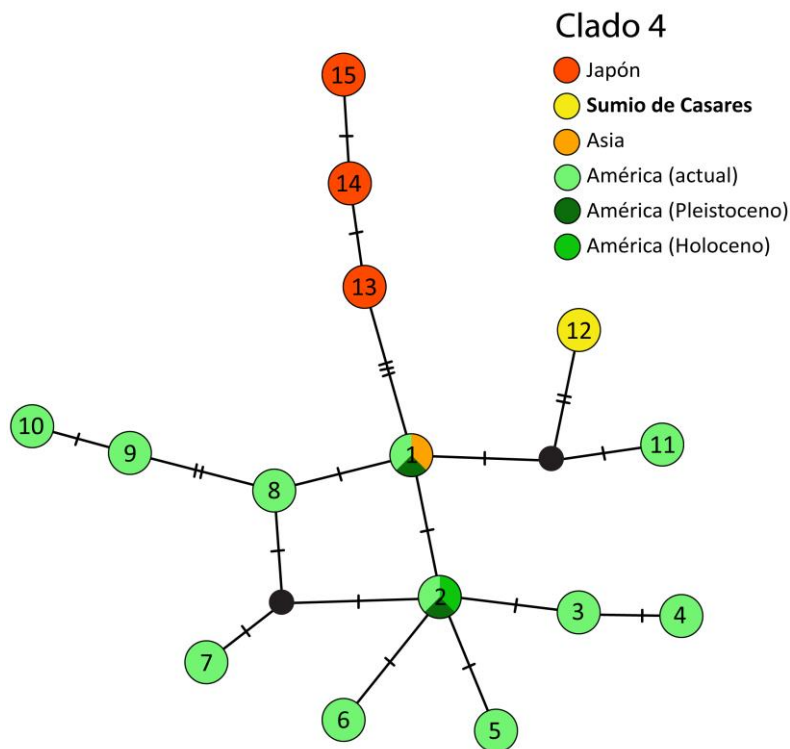


Figura 9. Network del clado 4. Las líneas perpendiculares indican el número de mutaciones, y los círculos negros haplotipos aún no encontrados.

En la Figura 9 se representa un network con las relaciones de las distintas secuencias del clado 4 tomadas de la bibliografía que se presentaban en la Tabla 5. En cuanto a los fósiles, en Europa sólo se ha encontrado este clado en la cueva de Sumio de Casares. En América está presente en el Pleistoceno Superior, hace más de 40.000 años (Leonard *et al.*, 2000; Barnes *et al.*, 2002) en Sixty Mile (Yukon, Canadá). El siguiente fósil en el tiempo se sitúa más hacia el sur, cerca de Edmonton (Canadá) (Matheus *et al.*, 2004) y data de hace unos 30.000 años. Este resto aparece en una época en la que los osos pardos están ausentes del registro fósil de Norteamérica por el avance de los hielos que tuvo lugar entre 35.000 y 21.000 años (Barnes *et al.*, 2002). Con la aparición del individuo de Edmonton, Matheus *et al.* (2004) sugieren que el clado 4 quedó aislado al sur de los hielos, colonizando gran parte de Norteamérica, mientras que el este de Beringia fue recolonizado posteriormente por el clado 3 cuando se retiraron los hielos.

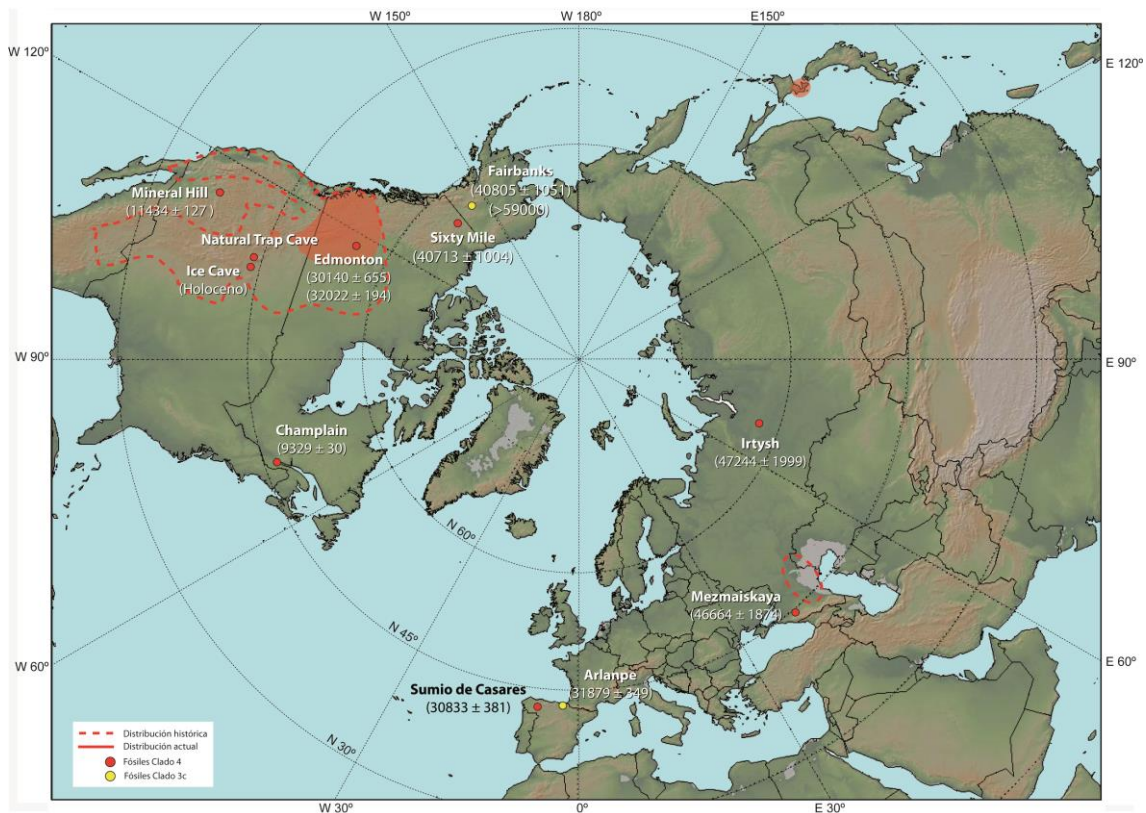
En la Figura 9 se observa que tanto el individuo Pleistoceno de Sixty Mile (haplotipo 1) como el de Edmonton (haplotipo 2), también Pleistoceno, tienen continuidad con los osos actuales de Norteamérica, especialmente el de Edmonton, que se sitúa dentro del grupo más numeroso al que también pertenecen otros fósiles holocenos. El oso de Sixty Mile comparte haplotipo con la única secuencia disponible de Asia, que es la del individuo del Río Irtysh (Bray, 2010), que es más antiguo ( $47244 \pm 1999$ ). La presencia de este haplotipo en la región centroasiática con una cronología antigua, y su relación con individuos posteriores localizados en Norteamérica y en Europa (el único individuo de Sumio de Casares), sugiere una dispersión hacia América y Europa desde Asia. Bray (2010) menciona la presencia de otros individuos de este clado en la zona del Cáucaso, aunque no facilita sus secuencias. El más antiguo, de edad pleistocena ( $46664 \pm 1874$  calBP), se localizó en la cueva de Mezmaiskaya (Sur de Adygea, Rusia). Otros dos individuos de época histórica (>200 años), pertenecen a la zona de la Reserva de la Biosfera del Cáucaso. Estas tres secuencias son inéditas, aunque según Bray (2010) todas ellas representan haplotipos diferentes. Quizás alguno de estos tres haplotipos pueden encontrarse a medio camino entre Irtysh y Sumio de Casares, o incluso poseer el mismo haplotipo que este último. Lo cierto es que, con los datos disponibles en la actualidad, Sumio de Casares se encuentra más relacionado con individuos actuales que viven el ecosistema Seilkirk/Cabinet-Yaak situado entre el sur de Canadá, el noreste de Washington, el noroeste de Montana y el Norte de Idaho. El clado 4 también se encuentra en la actualidad en el sur de la isla de Hokkaido (Japón) (Matsushashi *et al.*, 1999). Como se observa en el network el grupo japonés puede ser fruto de una única colonización a partir de este haplotipo central.

El otro individuo perteneciente a un clado foráneo es el de la cueva de Arlanpe. Pertenece al subclado 3c (Valdiosera *et al.*, 2008, 2011; Bray, 2010). Este subclado solo se había encontrado en fósiles de Alaska, en edades comprendidas entre  $40805 \pm 1051$  calBP y >59000 BP (Barnes *et al.*, 2002), rango correspondiente a una edad mayor que Arlanpe ( $31879 \pm 349$  calBP).

En la Figura 10, se puede ver la situación de los restos fósiles del clado 4 y 3c, y sus distribuciones actuales e históricas conocidas.

Vemos, pues, que la presencia en la Península Ibérica de dos haplotipos foráneos, y la particular distribución de estos y otros haplotipos en el espacio y en el tiempo, requiere una

revisión sobre los modelos de dispersión que se han propuesto para esta especie y que se presentan y discuten a continuación.



**Figura 10 - Mapa con la situación de los fósiles de oso pardo pertenecientes al Clado 4 y 3c. En línea discontinua las distribuciones históricas, y relleno en rojo la población actual. Datos bibliográficos de:** Paetkau & Strobeck (1996), Leonard *et al.* (2000), Barnes *et al.* (2002), Matheus *et al.* (2004), Miller *et al.* (2006), Valdiosera *et al.* (2008, 2011), Bray (2010), Harington *et al.* (2014).

## 6.4. Discusión

### 6.4.1. Un nuevo escenario para la expansión del oso pardo

#### 6.4.1.1. Origen del oso pardo

Comunmente se acepta que el oso pardo se originó en Asia a partir de *Ursus etruscus*. Es una hipótesis ya antigua, expuesta por Kurtén (1968) y Erdbrink (1953). *U. etruscus* es el oso por excelencia de la fauna del Villafranchiense. Se encuentran restos de esta especie en el norte de África (Hamdine *et al.*, 1998), Europa (de Torres Pérez-Hidalgo, 1992; Wagner, 2010) y Asia, concretamente en Tayikistán (Sotnikova *et al.*, 1997) y China (Liu *et al.*, 2012; Ao *et al.*, 2013).

En Europa esta especie dio lugar a la línea espeloide (*U. deningeri* y posteriormente *U. spelaeus*), sin embargo existen problemas a la hora de colocar formas transicionales, o de “etruscus” tardíos. Omitiendo las formas espeloides contemporáneas, también se nombran formas arctoides a principio del Pleistoceno medio, como las de Deutsch-Altenburg (Austria) de hace 1,1-1,0 millones de años (Rabeder *et al.*, 2010). Rabeder *et al.* (2010) proponen englobar estas formas “arctoides” y otras (*U. dolinensis* (García & Arsuaga, 2001), *U. savini*, *U. rodei*, *U. prearctos*) de la Europa del Pleistoceno Inferior y Medio, dentro del grupo *Ursus suessenbornensis* como antepasados del oso pardo, lo que contradeciría su origen asiático. Otros autores (Wagner, 2010; Madurell-Malapeira *et al.*, 2011) cuestionan la continuidad de este linaje en Europa, por lo que podríamos estar ante una línea muerta de *U. etruscus* tardíos que presenta más afinidades con la línea espeloide que con *U. arctos*, o una línea antigua más cercana a los osos cavernarios. Sea como fuere, esta línea “arctoide” europea sería reemplazada por el *U. arctos* proveniente de Asia hace 500.000 años o más tarde (Wagner, 2010).

En Asia, *Ursus etruscus* está presente en el Pleistoceno inferior del Norte de China (cuenca del Nihewan) en unas edades comprendidas entre 2,2 y 1,7 millones de años, acompañado de la fauna que se corresponde con la Villafranchiense europea (Liu *et al.*, 2012; Ao *et al.*, 2013). Hay una ausencia de datos transicionales entre *U. etruscus* y *U. arctos* de Asia, encontrándose los fósiles más antiguos de oso pardo en Choukoutien (China). Estos restos se encuentran en depósitos que datan de la glaciación Elster, hace 500.000 años aproximadamente (Kurtén, 1968).



Figura 11. Ilustración de Kurtén (1976) del *U. arctos* de Choukoutien (China).

#### 6.4.1.2. Dispersión del oso pardo: modelo de salidas recurrentes desde Asia

Si el origen asiático del oso pardo es comunmente aceptado, su dispersión hacia Europa y América dista mucho de haberse aclarado. Algunos estudios filogeográficos abordan esta compleja cuestión desde un punto de vista regional, como los referidos a Norteamérica (Barnes *et al.*, 2002; Matheus *et al.*, 2004) o Japón (Masuda *et al.*, 1998; Matsuhashi *et al.*, 2001). Otro trabajo, también basado en los datos de ADNmt (Davison *et al.*, 2011), trata de ofrecer una explicación global para la particular dispersión del oso pardo, sin conseguirlo realmente, al centrarse en la cronología calculada para la divergencia de los distintos linajes y

hacerla equivalente a variaciones en la distribución geográfica de los mismos, hechos que no siempre tienen que haber sucedido simultáneamente.

En este trabajo se propone un nuevo escenario basado en los datos genéticos y los fósiles con datación directa para explicar la expansión de esta especie a lo largo del Pleistoceno y la distribución geográfica de los diferentes clados. Se tienen en cuenta también las importantes fluctuaciones climáticas pleistocenas y la variación en la disponibilidad de espacio geográfico que éstas conllevaron.

Cuando se intenta explicar la distribución de la fauna actual, se usa el modelo tradicional que relaciona las fluctuaciones climáticas pleistocenas con los cambios en la distribución de la fauna a partir de refugios. Así se asume que las diferentes poblaciones habrían sobrevivido al último máximo glacial en refugios del sur de Europa, desde donde posteriormente se habrían extendido a la recolonización del norte a medida que las condiciones climáticas resultaban más favorables (Hewitt, 1999, 2000). El oso pardo se considera una especie modelo de este patrón, dado que la distribución filogeográfica actual de sus haplogrupos es consistente con orígenes en los tres principales refugios europeos: los de las penínsulas Ibérica, Itálica y Balcánica (Taberlet & Bouvet, 1994; Taberlet *et al.*, 1998). El confinamiento a los refugios del Sur y la siguiente expansión con el último retroceso glacial, resultaría en un cuello de botella poblacional que habría reducido la variabilidad genética en las áreas recolonizadas (Taberlet *et al.*, 1998; Hofreiter & Stewart, 2009). La aparente ausencia de patrón filogeográfico anterior al LGM (Hofreiter *et al.*, 2004; Valdiosera *et al.*, 2007) se explica como resultado de la hibridación de poblaciones y linajes durante las épocas interglaciares.

Sin embargo, aunque los haplogrupos actuales responden a este modelo en líneas generales, la distribución de sus haplotipos actuales y fósiles no apoya totalmente el modelo, como discutiremos a continuación.

Por ello, partiendo del comunmente aceptado origen asiático, se propone un modelo al que llamamos “salidas recurrentes desde Asia”, con una dinámica que consiste en múltiples olas de expansión hacia Europa, África y América desde un núcleo críptico en Asia, (que no siempre habrá tenido que corresponder al mismo punto geográfico, sino que pudo variar a lo largo del tiempo dentro del continente asiático). De este modo la distribución geográfica del oso pardo resultaría idealmente en círculos concéntricos, donde los haplotipos más antiguos se encontrarían en la periferia, mientras que los mas recientes se encontrarían mas próximos al núcleo de expansión.

El avance de los hielos durante las épocas frías, principalmente el casquete ártico, provocaría desplazamientos de las poblaciones hacia el sur de Asia. Las barreras geográficas establecidas por el propio avance del casquete Ártico y por el desarrollo de glaciares en las cadenas montañosas circundantes, el desarrollo de permafrost y la aridez del terreno constreñirían el hábitat de los osos. Al volver las condiciones favorables, las poblaciones se expandirían hacia nuevos territorios, en los que se establecerían siempre y cuando no estuviesen ocupados ya por otras poblaciones asentadas previamente, respondiendo al modelo de Stewart & Lister (2001).



Teniendo en cuenta que el ADN mitocondrial refleja principalmente la dinámica de las hembras, cuyos territorios son más restringidos que los de los machos, es lógico suponer que estas no penetran en nuevos territorios si ya están densamente ocupados. Por ello apenas se observan coexistencia de linajes mitocondriales en los límites de poblaciones pertenecientes a distintos clados (Escandinavia, Rumanía, Japón, Norteamérica...).

De acuerdo con nuestro modelo, los clados que divergen y se expanden en primer lugar se encuentran en los bordes de la distribución, como sucede con el clado Norteafricano, el clado 1 en Europa, y en Norteamérica y Japón el clado 4. Después irían llegando los otros clados (3c, 2, 3b, 3a... pero no necesariamente todos a las mismas regiones) que alcanzan zonas propicias pero sólo perdura si la densidad de población original es baja y permite el establecimiento de nuevos linajes.

De este modo la dinámica no sería de contracción hacia los refugios del Sur y posterior expansión hacia el norte y mezcla, sino que más bien parece basarse en la extinción local o extirpación y recolonización por expansión de nuevos linajes desde otras zonas. Y, como sucede en el caso de Sumio de Casares y Arlanpe, estos a veces tampoco prosperan.

### 4.1.3. Soportes del modelo

#### a) Distribución del Clado 0

Calvignac *et al.* (2008) sitúa al clado 0 como grupo hermano de los *U. arctos*, mientras que Edwards *et al.* (2011) lo coloca como grupo hermano del clado 2. Hemos rebautizado el clado africano (Calvignac *et al.*, 2008) con el nombre de clado 0 por ser el más basal de los clados en la filogenia mitocondrial del oso pardo, es decir, según nuestro modelo, el más antiguo y geográficamente más lejano del núcleo asiático. El paso fundamental pudo ser por la península del Sinaí, que es la ruta principal escogida por los mamíferos no voladores (Dobson & Wright, 2000), aunque no se podrían descartar otros accesos al norte de África a partir del Sur de Europa como proponen Edwards *et al.* (2011). Los escasos fósiles del Pleistoceno Medio de esta especie en la Península Ibérica se encuentran en la mitad sur (García-Vázquez *et al.*, 2015). Este panorama nos da una idea de que el acceso podría haber sido desde el Norte de África a la Península Ibérica cruzando el Estrecho de Gibraltar. La prueba de esta migración antigua es que se nombra la presencia de *U. arctos* ya en el Pleistoceno Medio del Norte de África (Michaux & Thevenot, 2007). No existen muchos cálculos de esta migración hacia África. Edwards *et al.* (2011) datan esta entrada en 280.000 años (tabla 6), sin embargo la sitúan desde el Sur de Europa. Esto no concuerda con los fósiles ibéricos, ya que los únicos restos de oso pardo del Pleistoceno Medio sólo se han encontrado en la mitad Sur de la Península (García-Vázquez *et al.*, 2015).

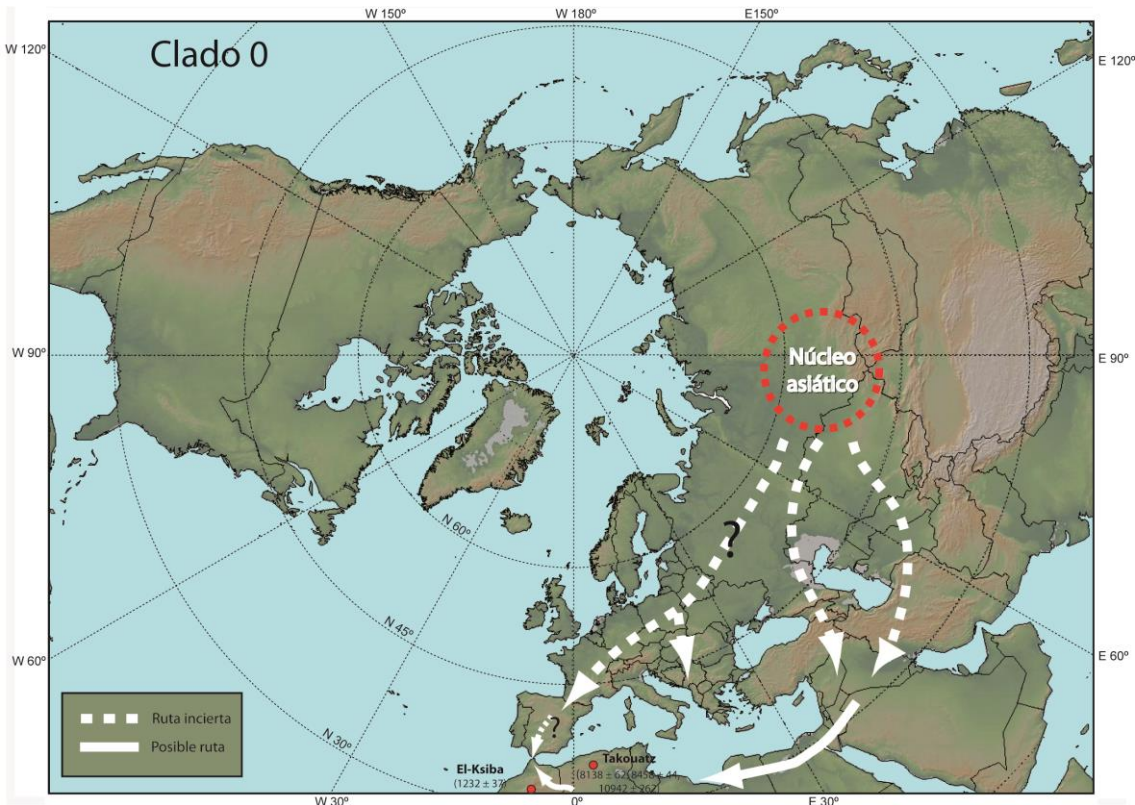


Figura 12. Migraciones del Clado 0. Datos de Calvignac et al. (2008).

Los fósiles europeos más antiguos, podrían ser de esta salida de Asia o incluso de alguna anterior. Siguiendo esta teoría, los osos de las cavernas podrían pertenecer a otra salida de Asia aún más antigua y que evolucionó por su cuenta en Europa a partir del *U. etruscus*. La separación entre ambos linajes ronda el millón y medio de años de media (tabla 6), mientras que los primeros *U. arctos* según el reloj molecular tendrían medio millón de años, sin embargo en estos cálculos no se incluye el Clado 0. Como ya se ha comentado, los fósiles más antiguos, proceden de China y rondan esta edad. Los individuos más antiguos de la línea arctoide, podrían haber llegado de Asia en diferentes oleadas. La persistencia de este clado en el Norte de África se pudo deber primero a que la zona quedó fuera de la influencia glaciar, y segundo a su difícil colonización debido a su aislamiento geográfico. Al ya estar ocupada esta zona con osos pardos, la colonización por otros clados se hizo más difícil, aunque la zona Este bien podría haber estado poblada por más clados. La falta de datos no permite una definición mayor.

Tabla 6- Dataciones basadas en relojes moleculares de los tiempos de divergencia entre *U. spelaeus* y *U. arctos*, y entre las distintos clados de *U. arctos*. Las cifras indican miles de años.

Bibliografía	<i>U. spelaeus</i> – <i>U. arctos</i>	Todos los <i>U. arctos</i>	Clado 0	
Waits et al. (1998)		550 - 700		Fragmento ADNmt
Loreille et al. (2001)	1230 - 1450			Fragmento ADNmt
Hofreiter et al. (2002)		890		Fragmento ADNmt
Bon et al. (2008)	1600	550		
Krause et al. (2008)	2800 (2400-3100)	880 (660–1170)		
Korsten et al. (2009)	1351 (1088-1604)	193 (114-325)		Fragmento ADNmt
Calvignac et al. (2009)		216 (98-398)		Fragmento ADNmt
Lindqvist et al. (2010)		490 (360-620)		ADNmt completo
Davison et al. (2011)		263 (162-400)		Fragmento ADNmt

Edwards <i>et al.</i> (2011)			280	Fragmento ADNmt
Miller <i>et al.</i> (2012)		509		ADNmt completo
Hirata <i>et al.</i> (2013)		566 (251-944)		ADNmt completo

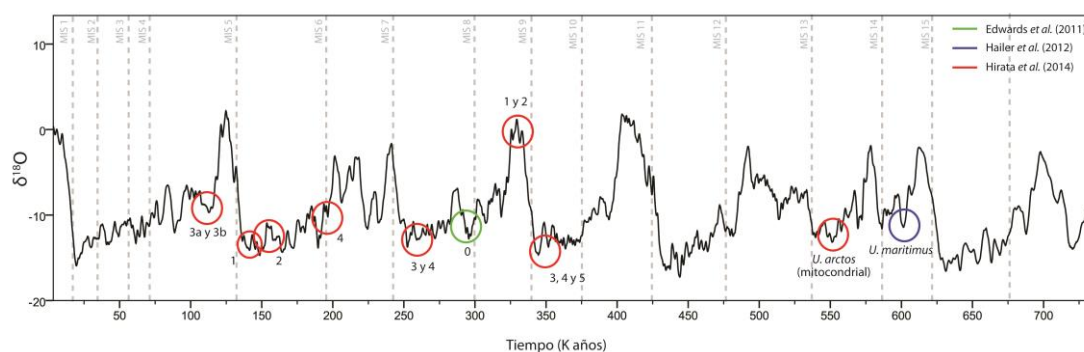
Lo más próximo al Clado 0 es el Clado 2, que es el de los actuales osos polares. Posteriormente se separa el Clado 1, el de los osos europeos.

## b) Distribución geográfica de los clados 1 y 2 vs clados 3 y 4

En todos los análisis filogenéticos, la separación entre clados con mayor soporte y más consistente en todos los análisis es la que se da entre los clados 1-2 por una parte, y el 3-4 por otra. Taberlet & Bouvet (1994) ya definieron esta separación en muestras europeas, diferenciando el clado 1 (linaje del oeste) del clado 3 (linaje del este) con un soporte del 84% y 100% para estas ramas en el análisis de parsimonia.

En la Figura 13 se ha representado la aparición de los distintos linajes de oso pardo en el tiempo según los trabajos de Edwards *et al.* (2011), Hailer *et al.* (2012), Hirata *et al.* (2013), a lo largo de la curva de oscilación del clima para el mismo periodo (Bintanja *et al.*, 2005). A excepción de clados 1 y 2, el resto parecen haber aparecido en épocas frías. La explicación podría estar en los cuellos de botella provocados por las épocas mas frías y la posterior recolonización, por parte de los linajes supervivientes, de las zonas que quedaron desocupadas por extinciones locales o por presencia de hábitats inadecuados (p. ej glaciares).

Según el grafico de la Figura 13, la separación de los clados del oeste y del este, tuvo lugar en los límites del MIS 10 y el MIS 9. Los clados 3, 4 y 5 se separarían primero, en el estadio isotópico frío MIS 10. Es en la época cálida del MIS 9 cuando se forma el grupo que contiene a los futuros clados 1 y 2. Esta diferencia pudo significar ya una migración hacia el Oeste de Asia y Europa, aunque no es hasta el Saliense (MIS 6) que se diferencian en los clados 1 y 2. La capa de hielo es tan grande que cierra la entrada a Europa desde Asia (Figura 14). Posteriormente con la retirada de los hielos, los clados del este pudieron penetrar en Europa, pero no la pudieron colonizar completamente porque ya estaba ocupada por el clado 1.



**Figura 13 - Aparición y separación de clados en el tiempo con respecto a la curva de temperatura determinada por el  $\delta^{18}\text{O}$  obtenida por Bintanja *et al.*, 2005. Fechas estimadas por Edwards *et al.* (2011), Hailer *et al.* (2012) e Hirata *et al.* (2014). CITA CIFRAS**

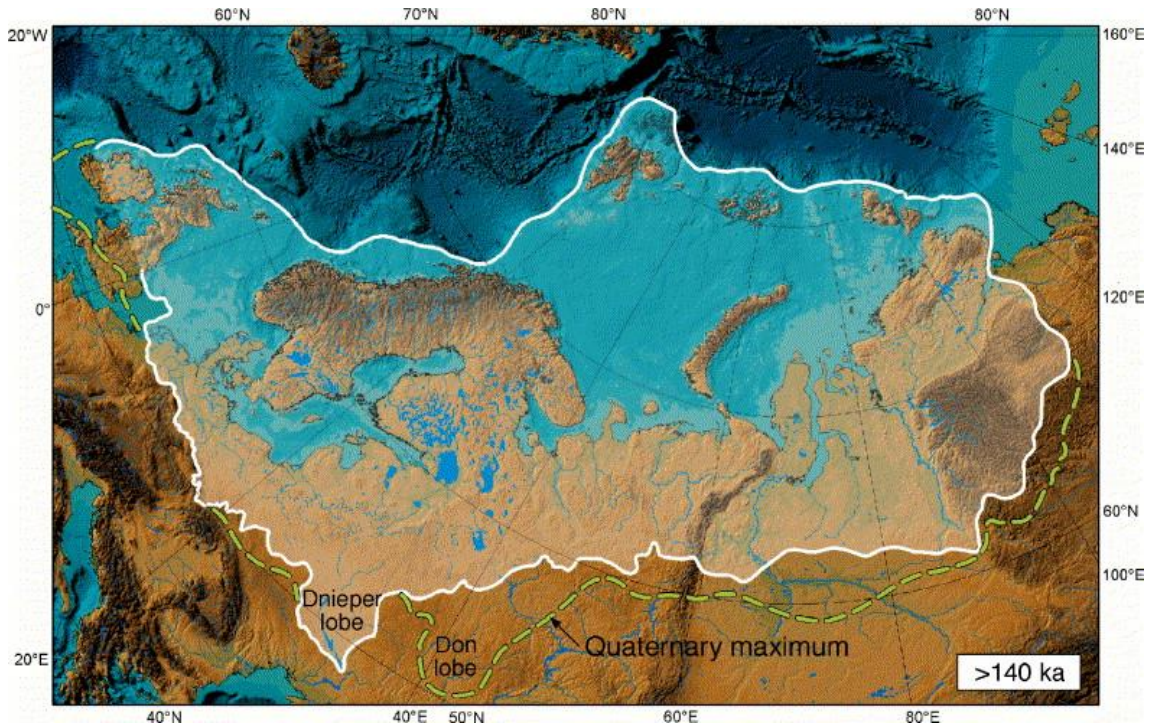


Figura 14 - Reconstrucción de la máxima extensión de la capa de hielo en Eurasia durante el Saaliense final (160-140 ka) según Svendsen *et al.* (2004)

### c) Distribución geográfica del Clado 2

La historia del Clado 2 es una historia de hibridación. Todo parece indicar que en algún momento el oso polar perdió su propio linaje de ADNmt y adquirió el de los osos pardos, ya que el genoma nuclear los separa en una fecha mucho más antigua que el mitocondrial (Hailer *et al.*, 2012) (Figura 15). Posteriormente sufriría otras hibridaciones como las ocurridas en Irlanda (Edwards *et al.*, 2011) o en las islas ABC de Alaska (Shields *et al.*, 2000; Cahill *et al.*, 2013; Bidon *et al.*, 2014).

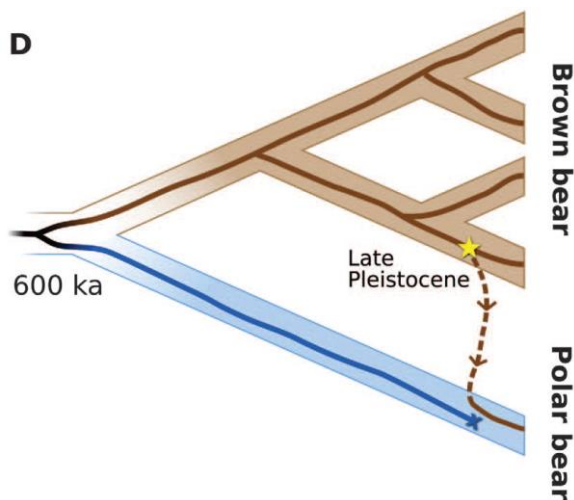


Figura 15- Hailer 2012. Explicación de por qué el ADN nuclear separa a osos polares de pardos en 603 (338-934) Ka, y el ADNmt sólo en 111-166 Ka.



Los osos polares se dividen en 3 subclados (Barnes *et al.*, 2002; Davison *et al.*, 2011). El árbol filogenético en el que nos basamos es el de Edwards *et al.* (2011). En el 2b se encuentran los osos polares actuales, los cuales tienen distribución circumpolar, además de osos polares fósiles holocenos (Edwards *et al.*, 2011). Dentro de este subclado estarían los osos pardos de Irlanda del clado 2 (Edwards *et al.*, 2011) y próximo a estos osos irlandeses, un oso pardo fósil de Alaska de hace  $23127 \pm 297$  calBP (Barnes *et al.*, 2002). En el 2a se distinguen dos grupos. Uno formado por los osos pardos actuales de las islas ABC y un fósil holoceno de una isla cercana (Barnes *et al.*, 2002), y otro formado por osos polares fósiles de más de 100.000 años (Lindqvist *et al.*, 2010; Davison *et al.*, 2011; Edwards *et al.*, 2011). De secuencias idénticas a estos osos polares fósiles son dos secuencias publicadas por Sykes *et al.* (2014) sobre supuestos “yetis”, cuyo origen están en los Himalayas, uno procedente de la India y el otro de Bután. Se plantean aquí dos posibilidades: que sean los restos de la población original de osos pardos del Clado 2, o que sean resultado de hibridaciones tempranas con osos polares. Que sean de una población críptica de osos polares resulta difícil de creer, ya que el color del pelaje era pardo. Por último el clado 2c es un subclado extinto de osos pardos, que incluye restos hallados en Alaska y el Yukón (Norte América) datados en  $53193 \pm 4766$  calBP y  $40950 \pm 1257$  calBP, respectivamente, y también restos no datados de la zona del delta del río Duvanny en NE de Rusia (Barnes *et al.*, 2002). Quizás este subclado podría estar formado por los animales originales del clado 2, ya que de momento no se han encontrado osos polares ni fósiles ni actuales que se agrupen con estos.

Las hibridaciones con todos estos individuos son sencillas de explicar por encontrarse estas poblaciones en los límites de los casquetes polares y ser poblaciones cercanas a la costa (Edwards *et al.*, 2011). Siguiendo este criterio, la hibridación con los osos del Himalaya sería difícil de explicar.

En este caso es difícil saber cuáles serían las salidas a partir de Asia porque los osos polares tienen un hábitat particular y dependiente de los avances y retrocesos de los hielos. El subclado 2c quizás podría haber salido de Asia y haber penetrado en América en el Pleistoceno Superior, aunque tampoco se puede descartar que sean fruto de alguna hibridación.

Las fechas estimadas de separación de osos pardos y polares son dispares y van desde casi un millón y medio de años hasta 300.000 años (referencias en Tabla 7). Salvo una, todas las dataciones son anteriores a la fecha del último antepasado común de los osos pardos que se sitúa en los 500.000 años.

La separación de los clados 1 y 2 parece que concuerda en los distintos trabajos y se podría establecer en los 300.000 años. El origen del clado 2 podría ser el resultado de la glaciación de finales del Saaliense (140-160 k años) ya que estas fechas concuerdan con la edad estimada de divergencia de este clado en diversos trabajos (Tabla 7) (). Después el primer subclado en diferenciarse hace unos 13000 años es el 2b, y posteriormente lo harían por este orden el 2c, el 2b y por último el 2a, todos ellos en diferentes fechas del MIS 3 (el 2c a principios). Sin embargo, en este cálculo no se han incluido fósiles de más de 100.000 años del clado 2a, por lo que su origen podría ser más antiguo.

**Tabla 7. Relojes moleculares del Clado 2.** 1 = Fragmento de ADNmt; 2 = ADNmt completo; 3 = Genoma nuclear; Crom. 4 = Cromosoma Y. En la columna de el Clado 2 se han incluido estimaciones para la edad de osos polares, que son las que utilizan el genoma nuclear y el cromosoma Y.

Bibliografía	Pardos y polares	1 y 2	2	2b (todos)	2a y 2c	2c (†)	2b (actuales)	2a (ABC)	
Waits <i>et al.</i> (1998)				146-185					1
Hofreiter <i>et al.</i> (2002)			420						1
Yu <i>et al.</i> (2007)	1320 (930-1710)								3
Bon <i>et al.</i> (2008)			350						2
Korsten <i>et al.</i> (2009)			102 (60-163)			57 (48-76)	49 (22-97)	33 (12-64)	1
Lindqvist <i>et al.</i> (2010)		310 (240-400)	152 (131-177)	134 (122-149)			44	28	2
Davison <i>et al.</i> (2011)			160 (124-210)	146 (120-179)	113 (66-161)	64 (48-87)		45 (10-91)	1
Edwards <i>et al.</i> (2011)			111-135						1
Miller <i>et al.</i> (2012)		314	162	136			52		2
Hailer <i>et al.</i> (2012)			111-166						1
	603 (338-934)								3
Hirata <i>et al.</i> (2013)		336 (174-545)	161 (125-216)	136 (120-164)			41 (18-68)	31 (9-60)	2
Bidon <i>et al.</i> (2014)	430 - 1120								4
Liu <i>et al.</i> (2014)	343-479								3

#### d) Distribución geográfica del Clado 1

Los pormenores de este clado se desarrollarán en el punto 4.2, sin embargo, es necesario exponer una idea más general sobre su aparición en Europa. Siguiendo la idea anterior de la salida de Asia y los clados periféricos, este sería un clado antiguo, aunque no tanto como el clado Africano.

La separación entre los clados 1 y 2 se establece en 300.000-400.000 años (Tabla 8). Sin embargo las fechas propuestas para la separación del clado 3a del 1 no parecen muy fiables por ser muy dispares entre sí. Ya dentro del clado 1 en su conjunto las fechas son heterogéneas, y algunas quizás demasiado modernas como la que propone Calvignac *et al.* (2009). La separación entre subclados se data en 60.000 años, siendo un poco mayor para el subclado 1a. Quizás las fechas más certeras podrían ser las de Hirata *et al.* (2013). La aparición del clado 1 se puede relacionar con el final de la glaciación del Saaliense, la cual prácticamente aisló Europa de Asia.

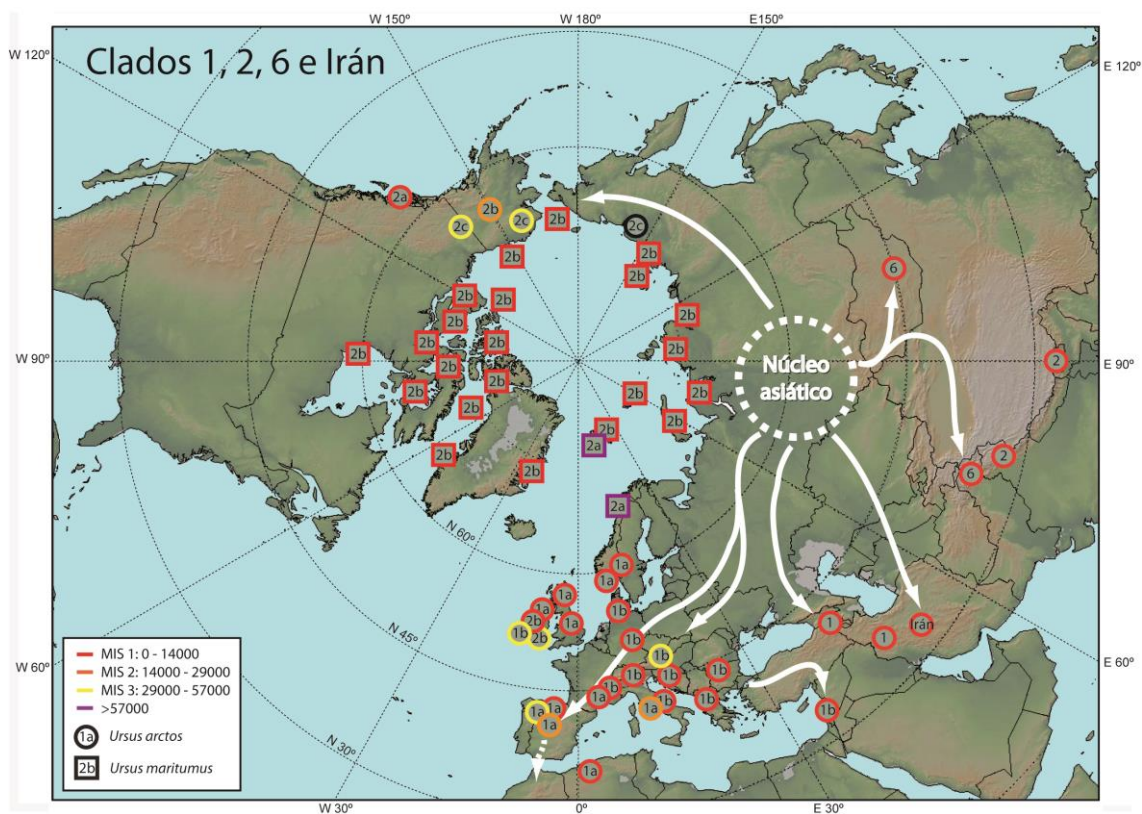
**Tabla 8. Relojes moleculares del Clado 1.**

Clado	1 y 2	1 y 3a	1	1a	1b	
Loreille <i>et al.</i> (2001)		850	220			Fragmento ADNmt
Hofreiter <i>et al.</i> (2002)			350			Fragmento ADNmt
Saarma <i>et al.</i> (2007)		174 (60-313)	67 (19-130)			Fragmento ADNmt
Korsten <i>et al.</i> (2009)			81 (45-144)			Fragmento ADNmt
Calvignac <i>et al.</i> (2009)			65 (26-127)			Fragmento ADNmt
Lindqvist <i>et al.</i> (2010)	310 (240-400)					ADNmt completo
Davison <i>et al.</i> (2011)			100 (49-164)	66 (32-109)	63 (40-98)	Fragmento ADNmt

Edwards <i>et al.</i> (2011)			180			Fragmento ADNmt
Miller <i>et al.</i> (2012)	314					ADNmt completo
Hirata <i>et al.</i> (2013)	336 (174-545)		140 (42-260)			ADNmt completo
Bidon <i>et al.</i> (2014)	430 - 1120					Cromosoma-Y
Liu <i>et al.</i> (2014)	343-479					Genoma nuclear

#### e) Distribución geográfica de los Clados 6 e Irán

Al ser clados antiguos, según nuestro modelo ahora aparecen en la periferia. No existen fechas que calculen la separación de estos clados, sin embargo podrían ser las mismas que las de la formación del clado 1, y posteriores a la divergencia entre 1 y 2. Siendo individuos con secuencias de ADNmt más parecidas, el clado 1 se dirigiría hacia Europa, el de Irán hacia oriente próximo, y el 6 hacia el sur de Asia.



**Figura 16. Distribución y migraciones de los clados 1, 2, 6 e Irán.** Datos de: (Taberlet & Bouvet, 1994; Kohn *et al.*, 1995; Matsushashi *et al.*, 2001; Barnes *et al.*, 2002; Hofreiter *et al.*, 2004; Valdiosera *et al.*, 2007, 2008, 2011; Galbreath *et al.*, 2007; Bon *et al.*, 2008; Calvignac *et al.*, 2008, 2009; Lindqvist *et al.*, 2010; Bray, 2010; Kocijan *et al.*, 2011; Davison *et al.*, 2011; Edwards *et al.*, 2011, 2014; Bray *et al.*, 2013; Hirata *et al.*, 2014; Sykes *et al.*, 2014; Xenikoudakis *et al.*, 2015).

#### f) Distribución geográfica de los Clados 3, 4 y 5

La posición de los osos del Tíbet es controvertida. Edwards *et al.* (2011) los incluyen en el subclado 3c formado por osos pardos extintos que según Davison *et al.* (2011) dieron lugar a los osos del clado 4 de Japón y Norteamérica. Hirata *et al.* (2013), que analizan mitogenomas

completos, finiquitan esta discusión situándolos como un clado separado, el clado 5. Viendo la distribución del clado 5 en el mapa (Figura 17), y según nuestro modelo, sería más antiguo que el clado 2 que se encuentra en el Himalaya, y más antiguo que los clados 3 y 4.

El clado 3a está presente en prácticamente en toda Eurasia (excepto en el Oeste de Europa) desde hace al menos 46.000 años, lo que dobla la edad calculada por Korsten *et al.* (2009) que la calculaba en 26.000 años (Bray, 2010), sin embargo, no hay fósiles de 3a en América. Del 3a se observa cómo se agrupan por regiones en el árbol de Edwards *et al.* (2011). Son las distintas colonizaciones y evolución por separado de cada región. El subclado 3a es el que está ahora en expansión. El resto están anclados a los lugares en los que se han quedado, por lo que el 3a ocupa los huecos que se dejaron tras el LGM.

El primero en expandirse es el clado 5, aunque solo quedan restos en el Tibet, aunque quizás solo se haya expandido hacia esa zona. Luego fue el turno del 4, que alcanzó una distribución más amplia, desde centroamérica hasta la península ibérica pasando por Japón, el Cáucaso, y el norte de Asia. El subclado 3c ha dejado pocos restos, sin embargo su distribución ha ido desde Alaska hasta la Península Ibérica. Una genotipación más extensa de osos pardos fósiles asiáticos podría revelar algún lugar intermedio. Sería el siguiente en expandirse a partir del núcleo asiático. Después el 3b, del que quedan más restos, pero sin embargo hasta el momento no se ha detectado en Europa. Está presente en Alaska, Beringia, Japón y el Sur de Rusia (Altai).

El último en expandirse y colonizar es el 3a. Vemos que es el último en llegar a América, donde no se han encontrado fósiles. Está presente en toda Rusia (tanto asiática como europea). Hay fósiles que rondan los 40.000 años en Centroeuropa (Hofreiter *et al.*, 2004; Münzel *et al.*, 2011), desde donde se pudo extender a Escandinavia después del LGM. También está presente en oriente próximo (Turquía, países del Sur del Cáucaso) desde donde se pudo extender a partir del Cáucaso. Bray (2010) propone que el subclado 3a pasa un cuello de botella y luego se expande. El escenario es congruente con la expansión a partir de un núcleo inicial, que al ser bastante reciente no llega a desarrollar la variabilidad que tienen otros subclados como el 3b (Bray, 2010), ya que la mayor parte de osos pardos del 3a de Eurasia comparten el mismo haplotipo (Korsten *et al.*, 2009).

**Tabla 9. Relojes moleculares de los Clados 4 y 5. 1 = Fragmento de ADNmt; 2 = ADNmt completo.**

Bibliografía	3, 4 y 5	3 y 4	4	4: Japón	
Waits <i>et al.</i> (1998)	404-515				1
Loreille <i>et al.</i> (2001)					1
Hofreiter <i>et al.</i> (2002)	640				1
Korsten <i>et al.</i> (2009)			74 (42-137)		1
Davison <i>et al.</i> (2011)		140 (87-213)	87 (42-147)		1
Hirata <i>et al.</i> (2013)	343(139-582)	268 (109-457)	194 (67-399)	36 (12-67)	2

**Tabla 10. Relojes moleculares del Clado 3. 1 = Fragmento de ADNmt; 2 = ADNmt completo.**

Bibliografía	1 y 3a	3	3a y 3b	3c	3b	3a	3a1	3a2	
Waits <i>et al.</i> (1998)			245-310						1
Loreille <i>et al.</i> (2001)	850					60			1
Saarma <i>et al.</i> (2007)	174 (60-313)						24 (5-49)		1
Korsten <i>et al.</i> (2009)		100 (69-		79 (58-	66 (40-	41 (17-			1

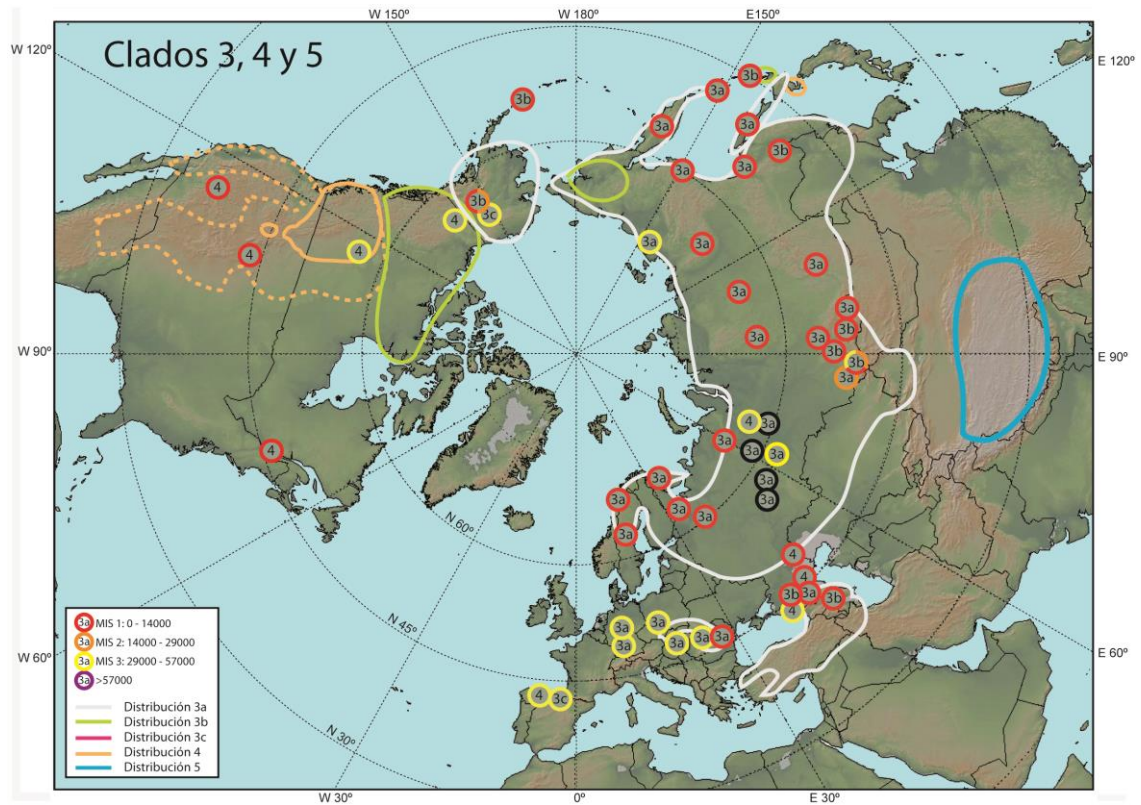


		148)		112)	104)	72)			
Calvignac <i>et al.</i> (2009)			68 (33-126)						1
Davison <i>et al.</i> (2011)		114 (74-166)	92 (51-133)	87 (59-121)	75 (43-113)	49 (10-86)			1
Hirata <i>et al.</i> (2013)			165 (63-292)		42 (14-80)	53 (21-95)	40 (15-72)	27 (10-49)	2

La fecha de divergencia de los clados 3, 4 y 5 no esta clara, aunque los autores coinciden en situarla bastante temprana en el linaje de los osos pardos. No hay cálculos para el clado 5. Los cálculos en general, son dispares, pero parece que la primera rama en separarse del tronco es la del clado 4, lo que concuerda con la hipótesis de que los clados más alejados son los más antiguos, ya que ocupa el sur de Hokkaido, la parte central de Norteamérica, y aparece también de manera puntual en el noroeste de la Península Ibérica. Su extensión no puede ser mayor debido a la competencia con otros úrsidos como los osos negros americanos (norteamérica) y asiáticos (Japón) que se encuentran al sur de las distribuciones, aunque al menos en América el solapamiento de sus distribuciones es mayor.

La fecha de separación de los osos del clado 4 japoneses, es semejante a la presencia de Sumio de Casares. En esta época quizás se dio la máxima expansión del clado.

La fecha calculada por Hirata *et al.* (2013) para la separación de 3a y 3b, al igual que con el clado 2, parece coincidir con la glaciación del Saaliense. Pudo en esta época extenderse el clado 3b, ya que tiene un rango mayor que el 3a, que ha sido el último clado en expandirse. También el subclado extinto 3c tuvo una extensión mayor que el 3b, ya que se encuentra en un rango que va desde el Norte de la Península Ibérica (Arlanpe) a Alaska. El orden de aparición sería 3c, 3b y 3a. El 3a sería un recién llegado pero que ya estaría presente en Europa hace por lo menos 47.000 años (Hofreiter *et al.*, 2004).



**Figura 17 – Distribución y migraciones de los clados 3, 4 y 5. Datos de:** (Taberlet & Bouvet, 1994; Kohn et al., 1995; Masuda et al., 1998; Matsushashi et al., 1999; Barnes et al., 2002; Matheus et al., 2004; Hofreiter et al., 2004; Miller et al., 2006; Saarma et al., 2007; Valdiosera et al., 2007, 2008, 2011; Jackson et al., 2008; Korsten et al., 2009; Calvignac et al., 2009; Murtshkvaladze et al., 2010; Münzel et al., 2011; Keis et al., 2012; Baca et al., 2013; Bray et al., 2013; Harington et al., 2014; Hirata et al., 2014; Xenikoudakis et al., 2015)

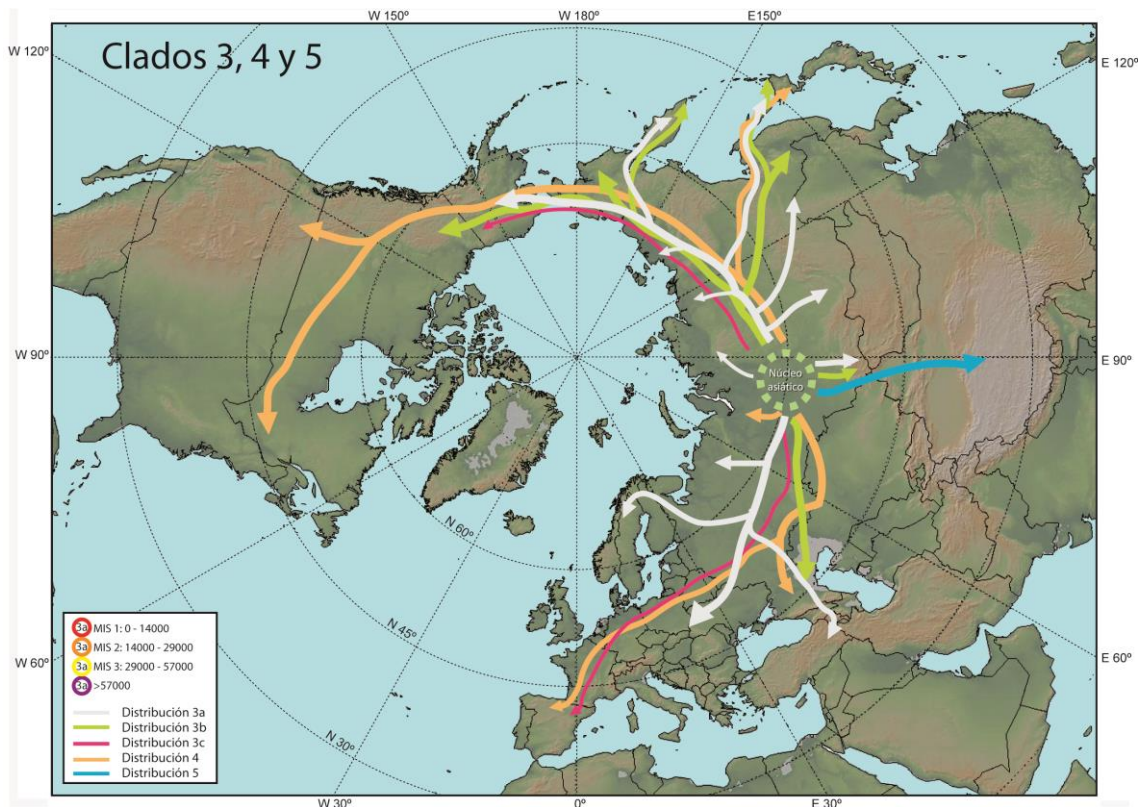


Figura 18 – Migraciones de los clados 3, 4 y 5 a partir del núcleo asiático.

#### g) Distribución geográfica de los clados en Norteamérica y Japón

Dos de las zonas de distribución del oso pardo, Norteamérica y Japón, fueron objeto de estudios detallados que permitieron reconstruir la secuencia de colonización por parte de los distintos linajes.

Según Davison *et al.* (2011) la colonización de Norteamérica por el oso pardo tuvo lugar en tres etapas:

- 1ª etapa: esta primera colonización está protagonizada por tres clados diferentes presentes en el este de Beringia hasta hace 33.000 años: 3c (>59.000), 2c (>48.000) y 4 (>36.000) (Leonard *et al.*, 2000; Barnes *et al.*, 2002). Entre 33.000 y 21.000 años no aparecen fósiles de oso pardo en el este de Beringia debido al desarrollo de glaciación. Sin embargo, más al sur, y fuera de la influencia glaciación, sí que se han podido encontrar fósiles, en concreto del clado 4 (Matheus *et al.*, 2004).
- 2ª etapa: en el LGM (26.000 – 13.000) Norteamérica está cubierta por hielos desde la zona de los Grandes Lagos hasta la actual frontera de Alaska y Canadá, por lo que no es posible una migración desde el este de Beringia hasta el interior del continente. Alrededor de hace 24.000 calPB aparece una nueva oleada de osos pardos (subclado 3b) en el este de Beringia, procedente de Eurasia que se distribuyen por Alaska pero no pueden avanzar hacia el sur.

- 3ª etapa: el casquete continental se retira al final del LGM (13.000 – 9.000) coincidiendo con un aumento del nivel del mar y la reaparición del estrecho de Bering entre hace 11.000 y 13.000 años. El subclado 3b se expande por la zona libre de hielos, aunque no avanza más al sur por encontrarse ya ocupado por el clado 4. Antes de que el estrecho se convirtiese en una barrera definitiva, el subclado 3a llega a Alaska, aunque no puede expandirse mucho más por el mismo motivo.

Davison *et al.* (2011) también trata la colonización de la isla de Hokkaido (Japón), aunque en este caso identifican al menos dos colonizaciones diferentes. En Japón existen 3 clados separados geográficamente: 3a, 3b y 4 (Masuda *et al.*, 1998; Matsushashi *et al.*, 1999; Korsten *et al.*, 2009). Por medio de relojes moleculares y por datos paleogeográficos, establece dos colonizaciones. La primera estaría desarrollada por los clados 3b y 4 en el último período glaciario coincidiendo con la colonización de Norteamérica, y la segunda por el 3a, entre hace 12.000 y 18.000 años cuando estaba conectado Hokkaido con Sakhalin y el continente, ambos habitados por 3a.

Siguiendo la idea de que los clados periféricos serían los colonizadores más antiguos, y haciendo un paralelismo con Norteamérica y la isla de Hokkaido, se puede establecer que el clado 4 ha de ser el más antiguo y el primero en colonizar porque en ambos casos se encuentra más al Sur. Aunque en Japón no hay restos de 3c, como puede haber en Norteamérica o la Península Ibérica, quizás pudo ser una colonización simultánea, aunque las dataciones de los fósiles no corroborarían esto, siendo más antiguos en Norteamérica los individuos del clado 3c que los del 4, sin embargo, esto podría ser un efecto del sesgo en el registro fósil. Obviando el extinto clado 3c, el orden de colonización en ambos lugares parece haber sido: 4, 3b y 3a, porque además de las dataciones, se encuentran en esa distribución de sur a norte en ambos lugares. Así la primera colonización como mínimo tendría lugar en el MIS 3 y sería por el clado 4 (posiblemente también 3c), la segunda en el MIS 2 por 3b, y la última por el 3a antes de que los puentes de tierra se anegasen (hace 13.000 – 11.000 años para Norteamérica y 12.000 para Japón).

#### **h) ¿Por qué no aparece un centro de origen en Asia con la mayor variabilidad genética?**

La teoría dispersalista clásica que postula la dispersión de una especie a partir de un centro de origen concreto indica también que en este centro de origen los individuos mostrarán la mayor variabilidad. Sería esperable que en Asia se concentrara una elevada variabilidad genética en el oso pardo, con la presencia de una gran parte de los clados existentes, sobre todo si se cuenta con individuos fósiles. Sin embargo, la realidad es diferente, porque la variabilidad encontrada es mucho menor. La mayor parte de los individuos actuales pertenecen al clado 3a (Korsten *et al.*, 2009) y también está presente, aunque en menor medida el 3b (Miller *et al.*, 2006; Hirata *et al.*, 2014). Entre los fósiles sólo se han encontrado los clados 3a, 3b y 4 (Bray, 2010).

El conocimiento de las poblaciones de osos pardos actuales es muy desigual, ya que si en Europa se han secuenciado un 4,3% de los individuos, en Norteamérica sólo un 1,5%, mientras que en Asia tan sólo el 0,3% (Davison *et al.*, 2011). Gracias al trabajo de Bray (2010)

se ha visto que tanto en fósiles como en individuos históricos aparecen más clados en Asia que el actual y ubicuo 3a, como el 3b y el 4.

Comparado con el 3a, el clado 3b muestra una mayor variabilidad a lo largo de toda su distribución geográfica. Esto parece contradecir la teoría, ya que el 3a, por situarse en el centro de origen, debería mostrar mayor variabilidad. Bray (2010) intentó explicar esta aparente contradicción sugiriendo un posible cuello de botella. A la luz de nuestro modelo este efecto no sería sino consecuencia de la misma dinámica evolutiva del oso pardo, a ser el clado 3b más antiguo y haber sufrido una oleada expansiva anterior, ha podido acumular mayor variabilidad genética. Sin embargo, el clado 3a, por ser el último en surgir y expandirse, ha tenido poco tiempo aún para evolucionar localmente.

Debido también al muestreo tan escaso en Asia, no se había encontrado ningún individuo de ninguno de los clados del linaje del oeste (1 y 2) en el continente (sí que existen relacionados con osos polares en el Norte de Asia, pero la dinámica de esta especie es diferente). Un trabajo reciente sobre restos óseos y pieles atribuidos popularmente a criaturas fantásticas (Sykes *et al.*, 2014) sacó a la luz dos individuos del clado 2 en el Himalaya. Ya sean resultado de una hibridación, o los originales del clado 2 con los que hibridaron posteriormente los osos polares, es la primera vez que se nombran individuos de este clado tan al Sur, y en el medio del continente sin estar relacionados con ambientes marinos, quizás estos híbridos podrían tener una querencia especial por ambientes fríos. Sin embargo dos trabajos no han dado por válidos estos resultados (Edwards & Barnett, 2014; Gutiérrez & Pine, 2015), quizás por desestimar de antemano la posibilidad de que el clado 2 existiese en esta zona de Asia sin estar asociado a osos polares.

Finalmente, aunque la teoría nos dice que donde está el origen de la dispersión encontraremos la mayor variabilidad genética de la especie, , debemos recordar que en el caso del oso pardo, este origen, aunque asiático, puede tener una localización variable, puesto que en Eurasia el avance y retroceso de los hielos ha desplazado a la población osera una y otra vez a lo largo del Pleistoceno.

#### **i) ¿Por qué aparecen en la península ibérica individuos foráneos?**

La expansión de las poblaciones a partir de un núcleo en Asia central, se presupone en todas direcciones, sin embargo no todos han prosperado y han llegado hasta nuestros días.

La presencia de los clados norteamericanos 4 y 3c en la Península Ibérica, lejos de explicarse como una falta de filogeografía y mezcla entre individuos (Valdiosera *et al.*, 2008), se explicaría por efecto de unas expansiones intermitentes y dependientes del clima a partir de un núcleo asiático posiblemente móvil. La continuidad en el tiempo de las poblaciones, además de factores climáticos y ecológicos, va a depender de si ya existía una población previa de osos, ya que a la luz de la dinámica observada en los fósiles e individuos actuales, lo que parece suceder es que los nuevos migrantes sólo ocupan lugares vacíos de congéneres, que es lo que pudo suceder en el Holoceno en el norte de la Península Ibérica. Cuando ya hay poblaciones oseras, los nuevos migrantes no avanzan más, como sucede en la Península

Escandinava, donde los clados 3a y 1 llegan hasta la zona de confluencia de ambas poblaciones y en principio no se mezclan más allá (en cuanto a ADNmt).

De este modo, la expansión a las diferentes áreas va a estar condicionada doblemente; en primer lugar por la presencia o ausencia de barreras que favorezcan la expansión preferentemente hacia el este o hacia el oeste en cada momento dado a lo largo del Pleistoceno, y en segundo lugar por factores locales, entre ellos la permanencia o no en la zona de poblaciones de osos procedentes de ocupaciones previas.

También debido a esta dinámica, aunque en una determinada región haya un clado predominante, no es extraño encontrar individuos aislados de clados foráneos que se expandieron preferentemente por otras zonas, como ocurre en la península Ibérica con los individuos de los clados 4 y 3c. Y del mismo modo, se podría predecir la presencia de algún individuo aislado de éstos u otros clados en otras localizaciones anómalas, si se amplía suficientemente el número de individuos estudiados.

#### **6.4.2. El Clado 1 en Europa occidental tras el LGM**

##### *6.4.2.1. Hipótesis iniciales sobre el origen y evolución del clado 1*

El Clado 1 es al que pertenecen los osos pardos de la Europa occidental y fue descrito por primera vez por Taberlet & Bouvet (1994). Lo llamaron linaje del oeste (frente al clado 3, que sería el clado del este) y a su vez está compuesto por dos grupos: por una parte el llamado del refugio ibérico, que estaría formado por las poblaciones actuales de la Península Ibérica (Pirineos, Cantábrica) y del sur de Escandinavia (Noruega y Dalarna en Suecia), y por otra parte el del refugio balcánico, formado por las poblaciones de Abruzzos (Italia), Trentino (Italia), Eslovenia, Bosnia, Croacia, Grecia y Bulgaria.



**Figura 19. Recolonización de Europa por el oso pardo según Hewitt (1999) a partir de los datos genéticos de Taberlet & Bouvet (1994)**

La primera vez que se nombra al clado 1 como tal es en Leonard *et al.* (2000), y quien nombra a los subclados son Davison *et al.* (2011): siendo el Iberico el clado 1a y el balcánico el 1b.

Con datos de osos actuales, Taberlet & Bouvet (1994) encuentran relación filogenética entre las poblaciones del sur de Suecia y Noruega con las cantábrica y pirenaica de la Península Ibérica, lo que lleva a proponer la existencia de un refugio ibérico durante el LGM para esta especie (Taberlet *et al.*, 1998). De hecho, esta especie sirve como ejemplo del modelo de los refugios glaciares elaborado por Hewitt, según el cual las diferentes poblaciones habrían sobrevivido al último máximo glacial en refugios del sur de Europa (Iberia, Italia y Balcanes), desde donde posteriormente se habrían extendido a la recolonización del norte a medida que las condiciones climáticas resultaban más favorables (Hewitt, 1999, 2000).

Después de esta primera aproximación con las poblaciones actuales, el siguiente paso fue el de secuenciar restos fósiles. Incluyendo secuencias de dos individuos pleistocenos de Centroeuropa, Hofreiter *et al.* (2004) concluyen que el oso pardo no presenta estructura filogeográfica antes del LGM. Pero sólo dos datos fósiles no son suficientes para dilucidar la filogeografía de una especie en un continente a lo largo del tiempo.

Posteriormente, Valdiosera *et al.* (2007, 2008) analizan 20 fósiles de la Península Ibérica, además de 24 individuos actuales de la población cantábrica. Concluyen que el clado 1 tiene una compleja estructura glacial y postglacial haciendo difícil separar haplogrupos de acuerdo a su origen geográfico, no como sucede con las poblaciones de hoy en día, que tienen una fuerte estructura filogeográfica achacada principalmente al efecto de cuello de botella posglacial.

Inicialmente Valdiosera *et al.* (2007) consideraron que los individuos Pleistocenos no corresponden al refugio al que deberían pertenecer: el individuo pleistoceno italiano se agrupaba con los del clado 1a, mientras que el de Atapuerca (Burgos) lo hacía con los del 1b. Sin embargo, esta aparente contradicción no es más que un problema de la escasez de datos, ya que cuando añadieron más secuencias pleistocenas (Valdiosera *et al.* 2008), también los osos pleistocenos ibéricos se situaron junto al subclado 1a.

Además Valdiosera *et al.* (2007, 2008) no observan patrones de estructura filogeográfica, lo que se esperaría que sucediese si hubiese un origen peninsular para los individuos de fuera de la misma. No encuentra mucha diversidad ni evidencia de monofilia en las penínsulas. Según sus conclusiones, la teoría clásica de refugios no sirve para explicar la historia genética postglacial del oso pardo europeo.

Después de estos trabajos, llegaron los de los osos pardos fósiles de las islas británicas. En Edwards *et al.* (2011, 2014) se aportan valiosos datos pre y post LGM de las Islas Británicas. Y por último, Xenikoudakis *et al.* (2015) analizaron restos de osos pardos de museos de los S. XIX y XX, aportando nuevos datos sobre el clado 1a en Escandinavia, y un nuevo panorama mucho más diverso. Estos, junto con los de nuestros individuos ibéricos, serán la clave para



poder reflexionar sobre la realidad de la Península Ibérica como refugio glacial para el oso pardo europeo.

#### 6.4.2.2. Conjugando los datos genéticos y la cronología

Para reconstruir la historia de una especie es necesario contar con la mayor cantidad posible de restos fósiles datados, idealmente también con estudio genético. Es el caso de 24 de los 25 individuos del NW de la Península Ibérica incluidos en esta Tesis doctoral, ya que solamente uno no tiene datación directa o indirecta.

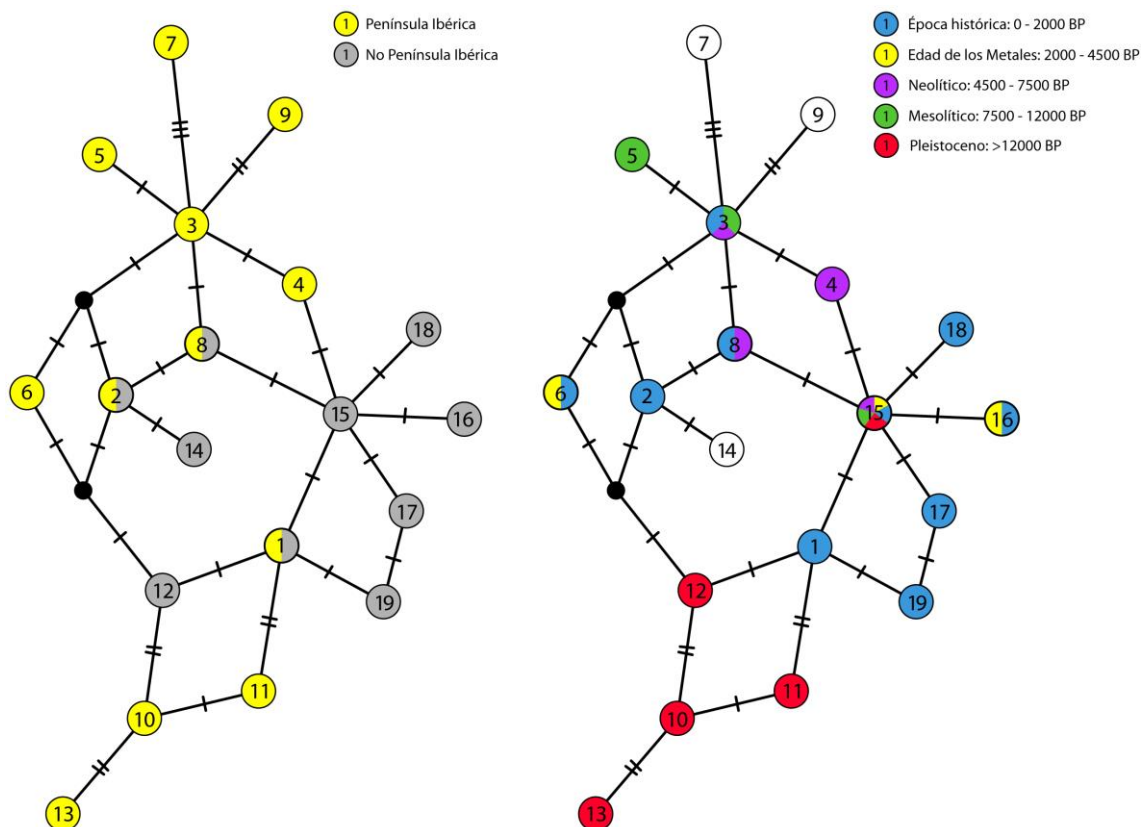


Figura 20. Network de las secuencias cortas del subclado 1a. Las líneas perpendiculares representan el número de mutaciones, y los puntos negros son haplotipos no encontrados.

En el network del clado 1a (Figura 20) de las secuencias cortas se pueden distinguir varias agrupaciones de haplotipos:

- **Pleistocenos.** Formado por los haplotipos 10, 11, 12 y 13. Es el grupo que forman los osos más antiguos del subclado 1a. Al menos en el norte de la Península Ibérica era el grupo imperante hasta el último máximo glacial, donde desaparece definitivamente y es sustituido por el grupo Holoceno al acabar esta época fría. El representante más moderno es el de la Cueva Mayor, que tiene  $20893 \pm 562$  años.
- **Holocenos ibéricos.** Formados por los haplotipos 3, 4, 5, 6, 7, 8 y 9. Es un grupo del que todo indica que está extinto y que fue sustituido en algún momento por los



Cantábricos actuales. Estuvieron presentes en el norte peninsular desde hace como mínimo 10.000 años hasta por lo menos el S. V. Dentro del haplotipo 8 aparecen individuos noruegos de los siglos XIX y principios del XX, cuyo linaje también está extinto hoy en día. Este haplotipo 8 podría ser el que llegó primero a la Península Ibérica y luego derivó por una parte en el resto de Holocenos Ibéricos y en los pirenaicos. Aunque según las dataciones el más antiguo es el 3, el 8 se encuentra en sitios tan alejados como Asturias y Castellón, mientras que el 3 sólo aparece en el norte peninsular. Esta mayor dispersión hace pensar en una antigüedad mayor. La secuenciación de ADN de osos del centro y sur de la Península podrían confirmar o desmentir esta idea. El haplotipo 3 fue el que colonizó principalmente la cordillera cantábrica, siendo el único haplotipo de Galicia en el Holoceno. El haplotipo 6, aunque se ha colocado en este grupo, podría derivar tanto de este grupo como de el de Pirineos. Con estas secuencias cortas no se puede resolver esta cuestión.

- **Pirineos y afines.** Formado por los haplotipos 2 y 14. Parece que podría derivar del haplotipo 8, igual que el grupo holoceno. Se extiende desde Sierra de Gredos a Mont Ventoux en Francia, pasando por Palencia y Pirineos. Su zona de influencia parece estar alejada de la Cordillera Cantábrica. El individuo de Palencia carece de datación, mientras que el resto se encuadran en los últimos 2000 años, por lo que a priori parece un grupo de aparición reciente. El haplotipo 14, presente en la cueva francesa de Guzet, deriva del 2. Existen dos posibilidades, que sea un grupo de reciente expansión, o que sea el grupo principal del centro y del sur de la Península.
- **Cantábricos actuales.** Formado únicamente por el haplotipo 1. No aparece en fósiles de la Península Ibérica. Su aparición más antigua se da en el Norte de África, aproximadamente en el S. V. Se ha sugerido que fuesen llevados desde la Península Ibérica hasta Algeria por los romanos o cartagineses (Calvignac *et al.*, 2008), sin embargo los textos históricos no apoyan esto, si no más bien que los osos del norte de África se exportaban a Roma (Epplert, 2001; Ceballos Hornero & Ceballos Hornero, 2003; Mackinnon, 2006). Observando su posición más basal en la Figura 20, es decir, más cercanos a los ingleses y a los Pleistocenos, se podría considerar que formaría parte de una primera oleada que llegó a la Península Ibérica procedente del refugio críptico, sin embargo no hay fósiles para apoyar esta teoría, sólo los del Norte de África, lo cual tiene una dificultad añadida para explicar esto. Otra posibilidad es que en algún momento del pasado se hubieran traído osos desde Noruega a modo de repoblación y que por azar hayan sido los que sobrevivieron al cuello de botella de los últimos años.
- **Holocenos británicos y actuales escandinavos.** Formado por los haplotipos 15, 16, 17, 18 y 19. Aunque ya se ha incluido en el grupo holoceno ibérico, también se podrían situar aquí los haplotipos 8 y 1, también presentes en Escandinavia. Este grupo parece que están más cerca del refugio del último máximo glacial, es decir, del grupo de individuos que repobló Europa. Esto lo indica principalmente las dataciones de los individuos ingleses, y que ese haplotipo sea el que parece que luego da lugar a los demás. Existe una conexión con la Península Ibérica que es vía el haplotipo 8. Tanto en Escandinavia como en las Islas Británicas hay haplotipos comunes (al menos con las

secuencias cortas). Primero se colonizarían las Islas Británicas, y luego cuando fue posible, estos osos colonizaron Escandinavia.

Cuando aumentamos la longitud de la secuencia, aumentamos la resolución y desaparecen algunas de las reticulaciones que se observan con las secuencias cortas, como puede ser el nodo que se crea entre los haplotipos 2 y 6 con el haplotipo 12, alejando más a los osos pleistocenos de los holocenos ibéricos.

La base de datos de las secuencias largas tiene menos individuos y haplotipos que la de las secuencias cortas. No se han podido emplear las secuencias de los osos estudiados en esta Tesis, que como ya se menciono anteriormente, aportan nuevos haplotipos aparte de los ya descritos por los trabajos de Valdiosera *et al.* (2007, 2008).

En el network (Figura 21) básicamente observamos los mismos grupos que antes, y que algunos haplotipos que veíamos en las secuencias cortas, aquí se subdividen en diferentes haplotipos. El grupo holoceno ibérico está formado por los haplotipos 3, 7 y 9. El grupo de Pirineos por 2a, 2b, 2c y 14. Entre estos grupos se ve que hay un nodo en el que falta un posible haplotipo. Los individuos ibéricos del haplotipo 8 (La Paloma y Villavieja) podrían ser unos candidatos a ocupar este lugar, y estar a una mutación de los miembros escandinavos del 8, sin embargo al ser unas secuencias más cortas no se puede saber de momento. Por otra parte está el grupo pleistoceno, que en este network estaría formado por 10, 11 y 13. El haplotipo 12 aparece ahora mas alejado de las secuencias holocenas de lo que lo estaba con las secuencias cortas. Con el haplotipo 12 se produce una reticulación que lo relaciona por una parte con osos irlandeses y por otra con osos de Escandinavia y los cantábricos actuales. Aunque de alguna forma podría estar relacionado con los osos irlandeses, lo más probable es que formase parte de un grupo relacionado con estos otros osos continentales (haplotipos 1b y 1a). Por último, el grupo británico y escandinavo se expande a partir del haplotipo 15a. Se observa muy bien como los individuos irlandeses van acumulando mutaciones conforme va pasando el tiempo (15b, 15c, 15d y 15e). En Escandinavia no hay fósiles secuenciados, por lo que lo que vemos es el resultado de evolución *in situ* además de una llegada de un pool genético que además del haplotipo 15 colonizador de las islas británicas contendría el haplotipo 8 que fue de los que se dirigieron hacia la Península Ibérica y el 1b, relacionado con los osos cantábricos actuales.

Se podría decir que los osos pleistocenos ibéricos podrían formar un nuevo subclado, ya que se encuentran alejados de los demás miembros del clado 1, estando el 1a y el 1b más próximos entre sí. Los subclados 1a y 1b (el único representante en este network es el haplotipo 24) serían el resultado de una población europea que se vio separada con el avance de los hielos y evoluciono localmente en refugios distintos. Después del LGM darían lugar a cada uno de los subclados.

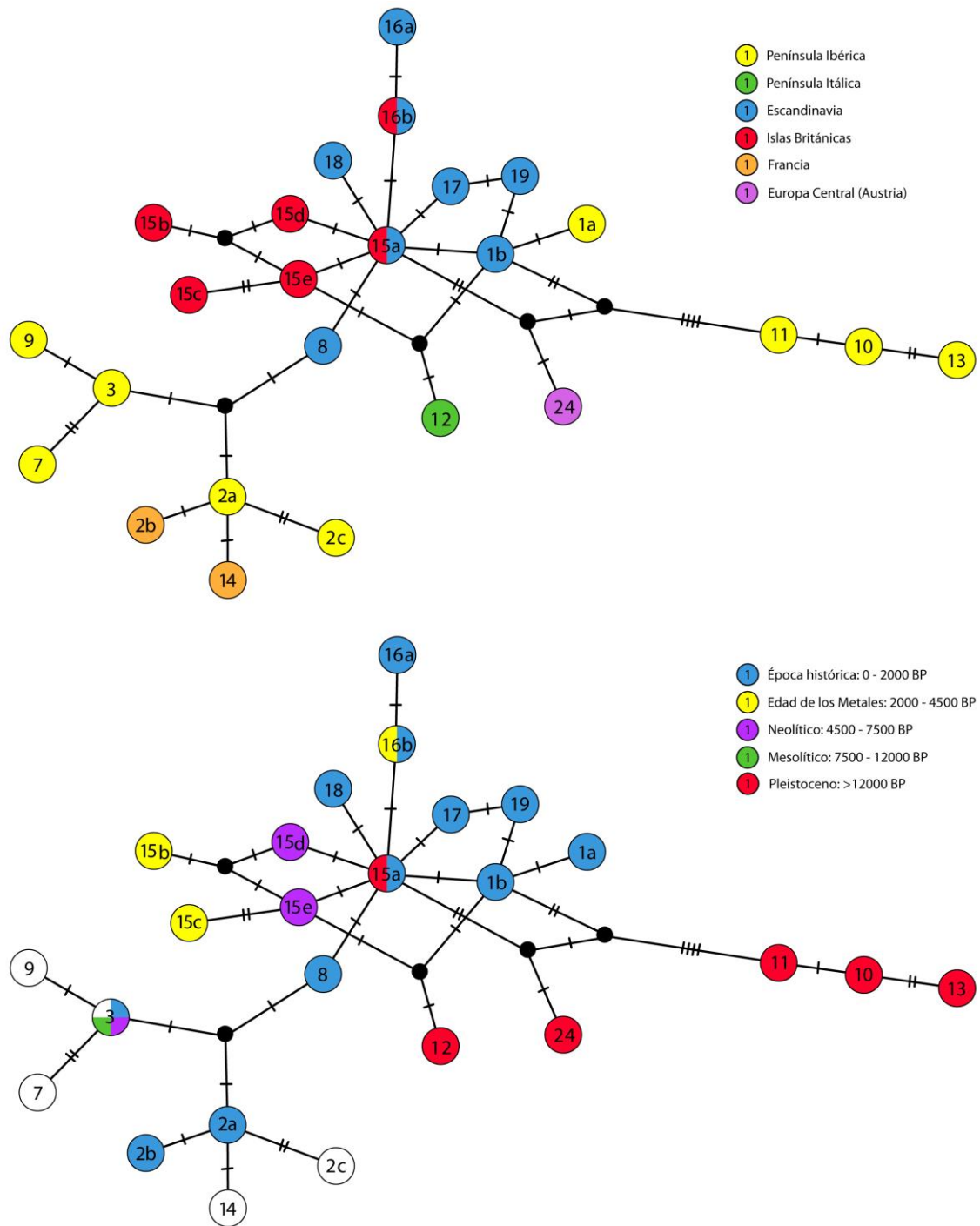


Figura 21. Network de las secuencias largas del subclado 1a. Las líneas perpendiculares representan el número de mutaciones, y los puntos negros son haplotipos no encontrados.

En la Figura 22 se han representado las dataciones de oso pardo existentes y en cada caso su haplotipo o clado correspondiente, y en la Figura 24 su situación geográfica. Se observa que, aunque en general el LGM es una época en la que hay ausencia de oso pardo en la mayoría de los lugares, es en Francia donde parece existir una mayor continuidad en esta época. Sin embargo la escasez de dataciones es notoria: cabe destacar por ejemplo la total ausencia de datos procedentes de la Dordogne francesa, muy rica en yacimientos antrópicos

con fauna y pinturas rupestres encuadrados en el LGM. Aunque el escaso número de dataciones apoya que en Francia había osos pardos en el LGM, no se han secuenciado estos restos, por lo que se desconoce a qué clado pertenecerían.

**Tabla 11. Dataciones introducidas en la Figura 22 además de los ya analizados previamente.**

Sitio	Región	Datación (CalBP)	Clado	Referencia
Korsnäs	Escandinavia	4145 ± 40 (4699 ± 90)	---	Fornander <i>et al.</i> (2008)
Coume-Nère (Haute-Garonne, France)	Francia	8450 ± 75 (9443 ± 72)	---	Chaix & Valton (2007)
Oilascoa (Saint-Michel, Pirineos Atlánticos)	Francia	18720 ± 350 (22400 ± 545)	---	Clot & Duranthon (1990)
Solutre (Borgoña)	Francia	21600 ± 700 (25978 ± 962)	---	Evin <i>et al.</i> (1994)
Solutre (Borgoña)	Francia	22650 ± 500 (27138 ± 722)	---	Evin <i>et al.</i> (1994)
Solutre (Borgoña)	Francia	23200 ± 700 (27890 ± 978)	---	Evin <i>et al.</i> (1994)
Harzabaletako Karbia (Aussurucq, Pirineos Atlánticos)	Francia	29200 ± 100 (33657 ± 297)	---	Clot & Duranthon (1990)
Star Carr (North Yorkshire, England)	Islas Británicas	9533 ± 37 (10900 ± 139)	1a	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Victoria Cave (North Yorkshire, England)	Islas Británicas	9594 ± 40 (10949 ± 124)	1a	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Greater Kelco Cave (Giggleswick, North Yorkshire, England)	Islas Británicas	10355 ± 55 (12280 ± 189)	---	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Edenvale Cave (Clare, Ireland)	Islas Británicas	10495 ± 51 (12431 ± 174)	2	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Red Cellar Cave (Limerick, Ireland)	Islas Británicas	10650 ± 100 (12569 ± 152)	2	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Plunkett Cave (Sligo, Ireland)	Islas Británicas	11460 ± 57 (13374 ± 126)	2	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Conistone Dib Cave (North Yorkshire, England)	Islas Británicas	11655 ± 45 (13543 ± 132)	1a	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Three Holes	Islas Británicas	12180 ± 130 (14255 ± 301)	---	Barton (1999)
Victoria Cave (North Yorkshire, England)	Islas Británicas	12490 ± 50 (14800 ± 296)	1a	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Plunkett Cave (Sligo, Ireland)	Islas Británicas	13683 ± 182 (16647 ± 406)	2	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Kent's Cavern (Devon, South West England)	Islas Británicas	---	---	Burdukiewicz, 1986
Goat's Hole (Paviland, S Wales)	Islas Británicas	17670 ± 140 (21076 ± 344)	---	Aldhouse-Green & Pettitt (1998)
Foley Cave (Cork, Ireland)	Islas Británicas	26340 ± 320 (31144 ± 401)	2	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Shanon Cave (Waterford, Ireland)	Islas Británicas	28390 ± 177 (32784 ± 343)	2	Edwards <i>et al.</i> (2014)
Goat's Hole (Paviland, S Wales)	Islas Británicas	29300 ± 480 (33633 ± 470)	---	Jacobi & Higham (2008)
Shandon Cave (Waterford, Ireland)	Islas Británicas	32430 ± 670 (36926 ± 1029)	2	Edwards <i>et al.</i> (2014)
La Braña-Arintero (León)	Península Ibérica	6900 ± 50 (7743 ± 51)	---	Fernández Rodríguez (2010)

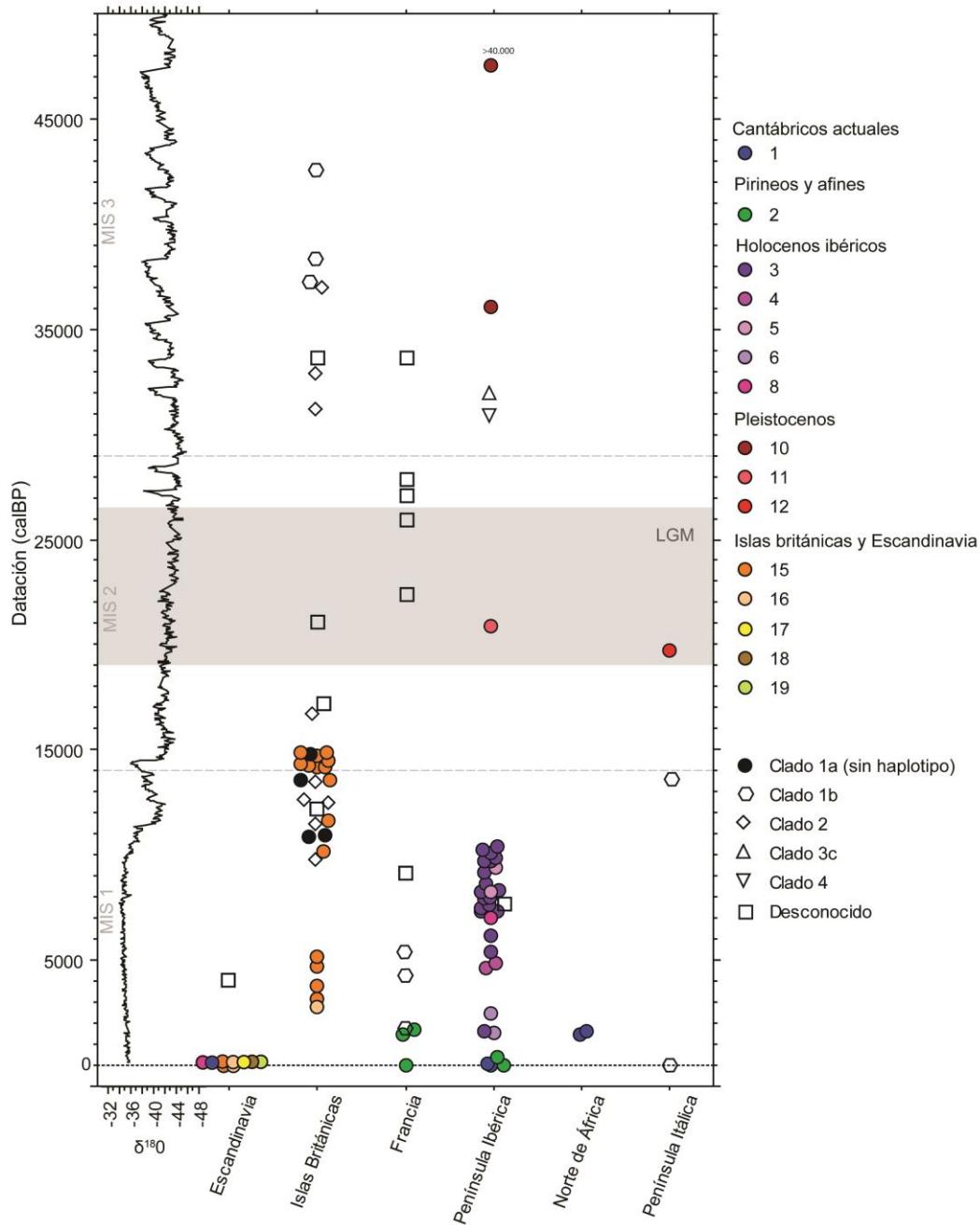


Figura 22- Haplotipos del subclado 1 y otros clados con sus dataciones en las diferentes zonas en las que está presente este subclado.

Considerando los datos genéticos y cronológicos, partimos de una Europa occidental poblada por individuos del grupo Pleistoceno similares a los ibéricos de esta época. De estos pleistocenos derivarían los linajes 24 y 1b, que podrían haber originado los subclados 1b y 1a, respectivamente. Del nodo que separa a los Pleistocenos de los demás, surgen dos haplotipos, el 24, que daría lugar al subclado 1b, y el haplotipo 1b, que quizás originó el subclado 1a. El haplotipo 1b está próximo a los haplotipos 1a y 12, y podrían haber formado todos una primera oleada que ocuparía la Europa atlántica, quizás Francia, y que habría dado lugar al haplotipo 15 que mas tarde se expandiría siguiendo la retirada de los hielos. Por otra parte, unos se dirigirían a la Península Ibérica y otros a Italia. El individuo italiano del haplotipo 12 data de hace  $19747 \pm 293$  BP, por lo que esta posible oleada tuvo que ser anterior. El haplotipo

1a se dirigiría posiblemente a la Península Ibérica, y quizás hacia el sur en el LGM, y cruzando el estrecho en algún momento en el que los niveles del mar estuviesen más bajos. Esto sería una posible explicación. Otra vía directa sería que el 1a llegase a la Península Ibérica en época reciente proveniente de alguna repoblación desconocida.

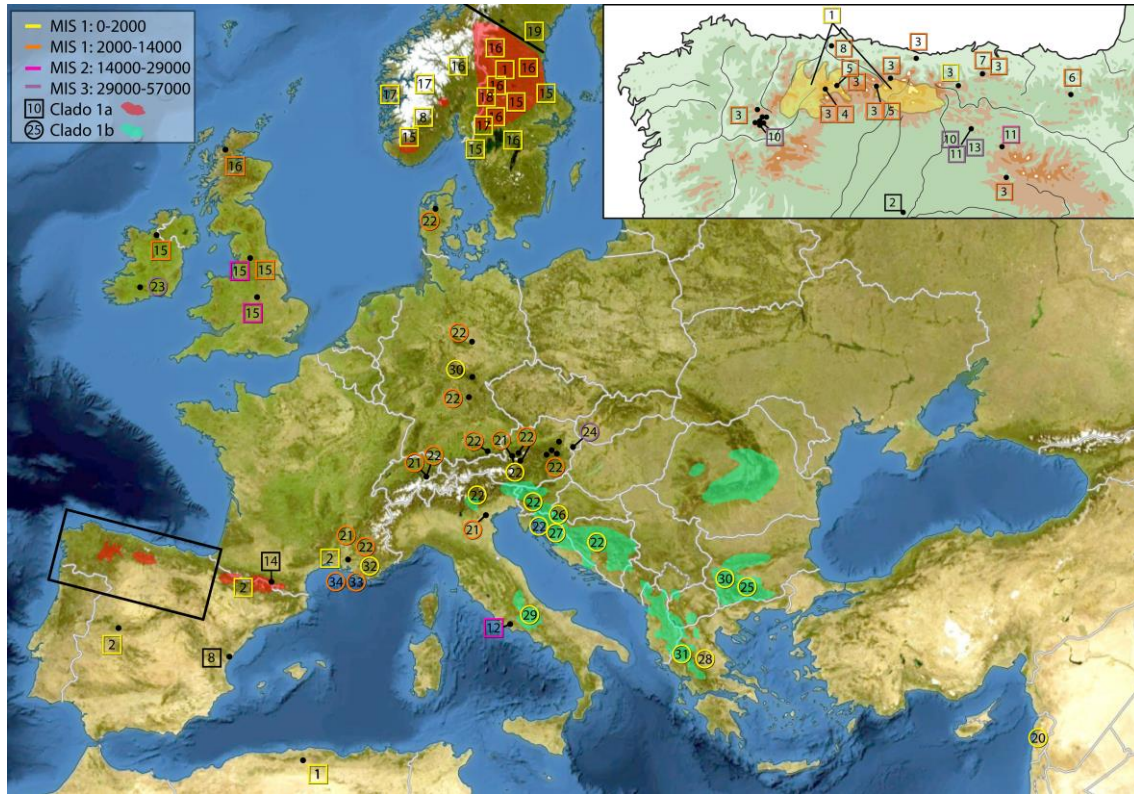


Figura 23. Mapa con la situación geográfica de los haplotipos del clado 1. Se han dibujado dentro de cuadrados los del subclado 1a, y dentro de círculos los del 1b. Además el color de cada círculo o cuadrado indica la edad del individuo más antiguo de la zona (en color negro los que no tienen datación).

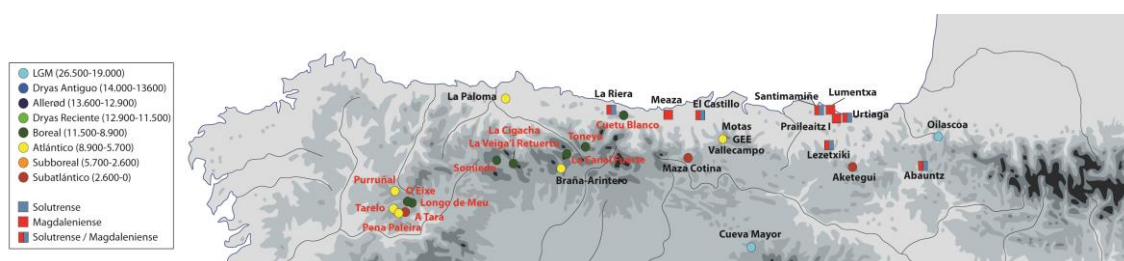
Tras el LGM lo que primero se recoloniza es Inglaterra, que en esta época se encontraba unida al continente europeo (Clark *et al.*, 2012; Sturt *et al.*, 2013). La datación más antigua de los osos británicos es del LGM, concretamente de Goat's Hole en el Sur de Gales, aunque no se ha secuenciado su ADN. El haplotipo perteneciente al subclado 1a con datación más antigua es el de Victoria Cave de hace  $14800 \pm 296$  calBP, situada en el centro de Inglaterra. A partir de aquí, la mayor parte de dataciones se concentran en una época bastante concreta de finales del MIS 2 y principios del MIS 1.

En la Península Ibérica también existe esta concentración de dataciones en una época determinada, pero desplazada cronológicamente con respecto a la de Inglaterra, ya que la mayor parte de dataciones ibéricas se concentran en el óptimo climático del Holoceno (9000-5000 BP). Este desplazamiento en el tiempo podría ser un artefacto provocado por el propio registro fósil. En la Figura 24, además de las cuevas con restos fósiles de oso pardo datadas, se observa que también existen citas en la zona del País Vasco, aunque la falta de dataciones absolutas y de datos de ADN no permiten aportar nada más que la presencia de esta especie en esta zona. Sin embargo, la abundancia de restos refleja una abundancia también en la propia población osera, ya que un mayor número de individuos en la población aumenta las



probabilidades de fosilización de los restos óseos. Además, en el caso del oso pardo, las concentraciones de restos en intervalos cronológicos dados reflejan los máximos poblacionales, durante los que los osos pardos se ven obligados a utilizar más las cuevas para hibernar, ya que otros tipos de oseras estarían ocupados.

Por ello consideramos que el momento de mayor abundancia de restos corresponde también al momento de mayor auge de la población de osos en el Cantábrico, siendo posterior al de las islas británicas. Nuestras muestras, sin embargo, se concentran en la mitad occidental de la cornisa cantábrica, y no sabemos cuál pudo ser la situación en la zona oriental o los Pirineos. Es interesante la presencia de oso pardo en la cueva de Oilascoa (Pirineos atlánticos) en pleno LGM, ya que podría arrojar luz sobre la relación filogenética entre los osos peninsulares y los continentales en una época crucial, pero tampoco existen datos de ADN para esta localidad.



**Figura 24. Cuevas con restos de oso pardo datados (en rojo las estudiadas en esta tesis) y yacimientos arqueológicos con restos de oso pardo del Solutrense y Magdaleniense, que son las industrias asociadas al LGM. (Para referencias de estos yacimientos, ver capítulo 3)**

Para Escandinavia sólo hay una datación disponible, que es el del yacimiento arqueológico de Korsnäs ( $4699 \pm 90$  cal BP) (Fornander *et al.*, 2008), 200 km al sur de la población osera actual de Dalarna. En las poblaciones que viven en la actualidad en el Sur de Escandinavia, sólo existe un haplotipo para la población noruega, y otro para la sueca (Taberlet & Bouvet, 1994; Kohn *et al.*, 1995). La población sueca que se ha estudiado es la de Dalarna, que genéticamente está más relacionada con un fósil de Escocia de hace  $2803 \pm 40$  cal BP (Barnes *et al.*, 2002), mientras que la noruega se relaciona con los fósiles ingleses postglaciares. Recientemente se ha editado el trabajo de Xenikoudakis *et al.* (2015) que ha dado un panorama mucho más rico de la zona hasta hace casi un siglo. Entre los distintos haplotipos que aparecen en este trabajo, algunos se relacionan con la Península Ibérica, como ya hemos visto.

La colonización de la Península escandinava tuvo que hacerse vía el sur de Suecia, que se encontraba unida al continente hace como mínimo 13.500 años cuando comenzaba la retirada de los hielos del casquete ártico. Posteriormente siguió unida al continente pero separada del resto de Escandinavia por el Mar de Yoldia, precursor del actual Báltico. La descarga litostática causada por la paulatina fusión del casquete produjo un levantamiento de la litosfera que resultó en un puente terrestre entre la actual Dinamarca y el sur de la península escandinava, que cerraba al oeste el Lago Ancyclus. Este puente duró desde 9500 a 7500 BP, tiempo durante el cual se pudo colonizar el sur de Escandinavia (Andersen & Borns,

1994, figura 2-67). A falta de datos de osos, existen restos humanos que apoyan esta vía de colonización en el sur de Noruega, que datan de entre 10.000 – 9.000 años (Glørstad, 2014).

Sin embargo, los remanentes del casquete de hielo sobre la península estaban todavía aislando la zona sur de la norte. Esta barrera debió de ser la que impidió durante milenios el paso de los osos del subclado 1a hacia el norte de Escandinavia. Cuando desapareció, en momentos más avanzados del Holoceno (Andersen & Borns, 1994, figura 2-69), la zona norte estaría colonizada ya por osos del clado 3 procedentes del este europeo. Por este motivo ambas poblaciones no llegan a mezclarse, sino que se encuentran yuxtapuestas con una estrecha zona de contacto (Taberlet *et al.*, 1995).

#### *6.4.2.3. ¿Se expandió realmente el oso pardo a partir de un refugio ibérico?*

Hemos visto que tras el LGM los primeros individuos aparecen en las Islas británicas. Y tanto si se utilizan secuencias cortas (Figura 20) como largas (Figura 21), el haplotipo inglés se sitúa siempre en el medio del network, estando los osos holocenos ibéricos y los pleistocenos en lados opuestos. Sin embargo, no se puede suponer que fue Gran Bretaña la zona de refugio ya que durante el LGM se encontraba prácticamente cubierta por el casquete glaciar.

Todos estos datos permiten hipotetizar que el refugio glaciar no estaría situado en la Península Ibérica, sino en algún lugar (o lugares) de la Europa atlántica continental (probablemente la actual Francia), desde donde las poblaciones se expandirían con el atemperamiento climático, alcanzando en primer lugar las islas Británicas, por encontrarse a menor distancia y todavía accesibles a través de la amplia plataforma continental aún no inundada, y también hacia el Sur, alcanzando más tarde la Península Ibérica (o al menos la zona NW de la misma) a través del corredor formado en la cornisa cantábrica entre la cordillera Cantábrica y la plataforma continental, aún no inundada por la transgresión posglacial. También desde la Europa atlántica se expandirían hacia la Península Escandinava, aunque no es posible dilucidar aún si lo hicieron desde el mismo refugio en Francia, a través de Bélgica y los Países Bajos o fue desde Gran Bretaña, lo que parece estar apoyado por la similitud de los haplotipos escandinavos y británicos, a través de la zona continental emergida conocida por Doggerland.

A falta de datos, se puede hacer la predicción del que el ADNmt del refugio ha de ser muy semejante (haplotipo 1b, por ejemplo), si no igual al haplotipo más antiguo de Inglaterra. Sería deseable un mayor esfuerzo investigador en los yacimientos franceses con el fin de localizar el probable ancestro de los osos del subclado 1a y la posible localización del refugio o refugios glaciares, si descartamos por el momento la península Ibérica o al menos la zona estudiada por nosotros.

El haplotipo italiano de hace 19.747  $\pm$  293 BP (haplotipo 12) supone una discordancia en nuestra hipótesis. Sin embargo, los datos genéticos de los osos de la península italiana son por el momento demasiado escasos: sólo dos individuos fósiles, el ya comentado del subclado 1a y otro holoceno del 1b (haplotipo 21), más relacionado con poblaciones centroeuropeas.



De este modo, el único individuo italiano del clado 1a podría ser el remanente de una población más extensa en el pasado que pudo ser paralela a la del refugio atlántico. Alternativamente, puede tratarse de un individuo perteneciente a una población divagante más restringida que no dejó descendientes actuales, de manera similar a lo que proponemos acerca de los individuos foráneos ibéricos. Nuevamente, sería deseable contar con más datos de esta zona geográfica para alcanzar conclusiones más precisas.

#### 6.4.2.4. Simulaciones e hipótesis sobre refugios glaciares en la Europa Atlántica

Stewart & Lister (2001), apoyan la idea de que existen refugios crípticos fuera de los refugios peninsulares clásicos, ya que por ejemplo el avance real de los bosques es menor que la distancia que tendrían que recorrer para colonizar escandinavia si el refugio hubiera estado en el sur. Esta idea se retoma en Stewart *et al.* (2010).

Montgomery *et al.* (2014) hicieron simulaciones con datos fisiográficos, filogeográficos, ecológicos, comportamentales y morfológicos, para revisar cómo el oso pardo, entre otras especies, habían recolonizaron Europa occidental después del LGM, centrándose principalmente en las islas Británicas. Obtuvieron un mapa (Figura 25) en el que se puede observar en color negro las zonas que proponen como refugios crípticos. El área que proponen se encuentra sobre todo en Francia, en la zona media, y también en la parte atlántica que actualmente se encuentra bajo las aguas. Por otra parte se observan otros dos refugios crípticos en el Oeste de la Península Ibérica, que pudieron ser un refugio para la propia población ibérica.



Figura 25. Refugios crípticos (en color negro) de hace 21.000 años para el oso pardo obtenidos por Montgomery *et al.* (2014)



**Figura 26-** Colonización de Europa Occidental por el subclado 1a. En color blanco los glaciares hace 18.000 años BP. En color negro los refugios crípticos según Montgomery *et al.* (2014). Las líneas verdes indican las distintas líneas de costa. Las flechas rojas indican posibles rutas de migración o de expansión.

En la Figura 26 se puede observar el mapa de la Europa atlántica al que se le han añadido los distintos límites de Doggerland y los últimos glaciares. Se puede observar en negro la hipotética población críptica atlántica francesa, y en la Península Ibérica los posibles refugios. Esta distribución ha sido obtenida mediante simulaciones basadas en genética y clima de Montgomery *et al.* (2014), y concuerda con la idea de que la Península Ibérica no ha ejercido de refugio durante el LGM, sino que su población Pleistocena se extinguió, o se desplazó hacia el sur, siendo luego reemplazada por animales procedentes del refugio críptico, al menos en el Norte. Lo que pudo suceder en el sur es desconocido hasta el momento porque no existe ninguna secuencia ni de animales históricos ni fósiles.

También se observan las fechas de los fósiles más antiguos en cada zona, siendo los osos ingleses más antiguos que los ibéricos holocenos. Otra vez nos encontramos con el problema de la falta de secuencias de ADN del Holoceno inicial o del Pleistoceno francés y atlántico, ya que las únicas existentes con datación son las de la cueva de Mont Ventoux, mucho más recientes.

Con datos de clima y temperatura de los últimos 50 años, Burrows *et al.* (2014), calcula las distintas trayectorias de los animales y sus migraciones a causa de los cambios en el clima, tanto en el océano como en tierra firme. Así se encuentran con zonas que actúan de fuente de biodiversidad, y otras contrapuestas que actúan como sumideros, y por el medio se encuentran con zonas de divergencia, de convergencia y corredores. Esta simulación bien podría utilizarse para poder predecir donde pudo haber estado el refugio críptico para los osos del LGM. Así en el mapa se puede observar que la zona de Galicia es un sumidero, a donde llegan los animales migrantes pero desde donde no tienen posibilidades de expandirse, es decir, actúa como un *cul de sac*. Las zonas de movimiento lento las identifican con los clásicos refugios mediterráneos, que como hemos visto no parece ser válido para el oso pardo. Las zonas que aparecen como fuente, sí que podrían haber actuado como refugios en el LGM, como por ejemplo la zona que aparece en el mapa de color azul en los Balcanes para el subclado 1b, y la Francia atlántica o la Francia central y norte.

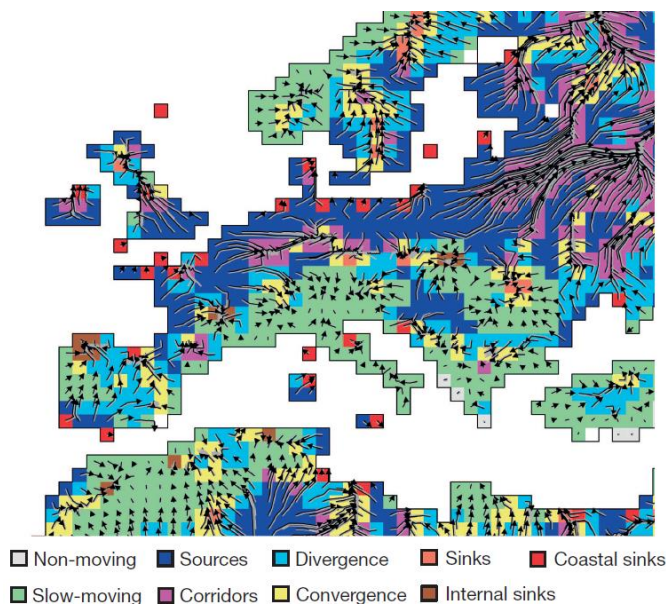


Figura 27- Figura 3b de Burrows *et al.* (2014).

#### 6.4.2.5. El subclado 1b.

Aunque hasta ahora nos hemos centrado en el subclado 1a, el subclado 1b merece también una reflexión.

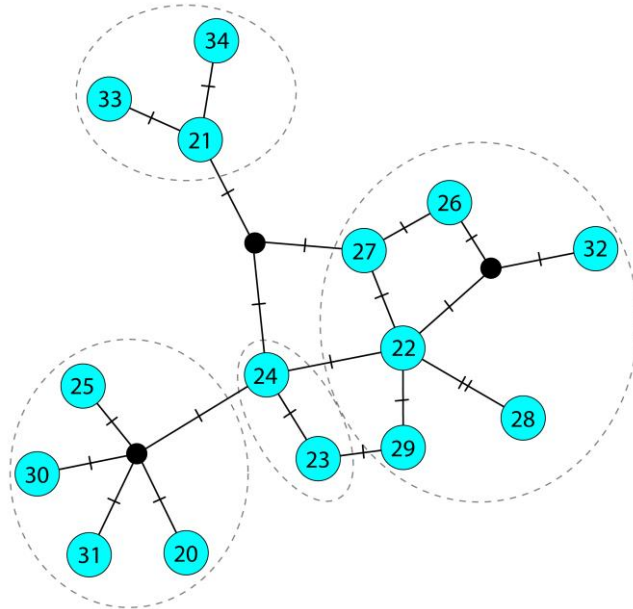


Figura 28. Network de las secuencias cortas del subclado 1b.

Aunque el individuo más antiguo del subclado 1b se encuentra en Irlanda (haplotipo 23), este no es un haplotipo central como puede ser el de Winden (haplotipo 24) que es el más antiguo del subclado en la Europa continental. Todo parece indicar que el haplotipo 24 podría ser el que originaría el resto de haplotipos del refugio “balcánico”.

Esta población de la Europa continental, descendiente de la oleada que trajo al clado 1a a Europa, en algún momento del Pleistoceno colonizó Irlanda, pero se extinguió posiblemente durante el último máximo glacial, y luego sustituida por el subclado 1a. Volviendo a Centroeuroa, el haplotipo 24 parece que es el que da lugar a los otros haplotipos del subclado. En el network distinguimos varios grupos. Por una parte el formado por los haplotipos 20, 25, 30 y 31. Estos haplotipos se sitúan todos al sur, a excepción de un resto del Holoceno reciente de Alemania. Parecen tener un antepasado común también descendiente de Winden.

Otros de los grupos, en concreto el que se encuentra mayoritariamente hoy en día en los Balcanes y que descende del haplotipo 22, sigue presente hoy en día y parece ser el más numeroso y ubicuo. En otra época se extendió por el Norte de los Alpes, Alemania, Suroeste de Francia, y se extendió hasta Dinamarca. Es en Croacia donde encontramos mayor número de haplotipos de este grupo, por lo que quizás podría ser aquí donde se encontrase el refugio balcánico, o al menos uno de varios posibles. También dentro de este grupo se encuentra el haplotipo 28 procedente de un oso de un zoo de Grecia con origen incierto, y los osos actuales

de Abruzzo en Italia, por lo que al menos para este haplotipo se puede descartar un refugio italiano ya que parecen provenir de los Balcanes.

El último de los grupos es el formado por los haplotipos 21, 33 y 34. La datación más antigua para el 21 se sitúa en el Norte de Italia. Podría pensarse en un refugio para este haplotipo en esta zona, ya que al tener en cuenta las dataciones, parece extenderse por el Norte de los Alpes y seguidamente hacia el Oeste, llegando hasta Mont Ventoux (Francia), donde da lugar a otros dos haplotipos, el 33 y el 34.

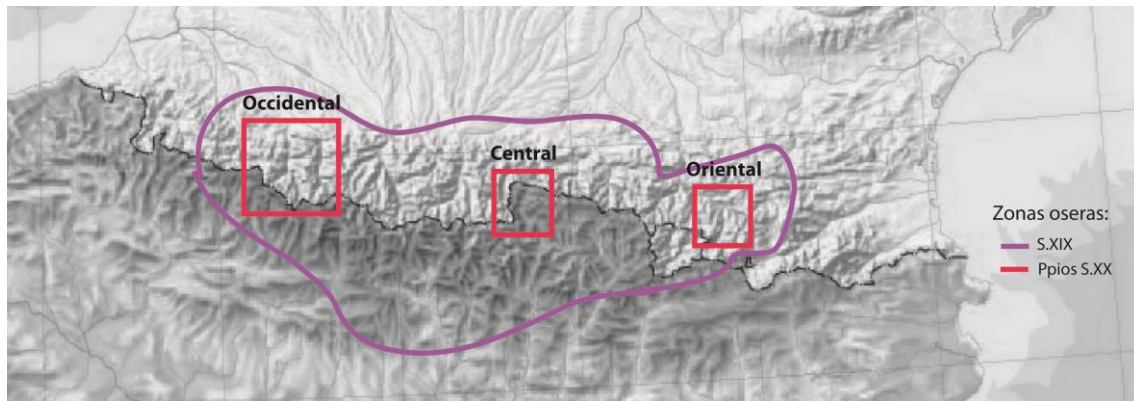
### **6.4.3. El oso pardo ibérico en la actualidad: problemática sobre su origen**

#### *6.4.3.1. El oso pardo pirenaico*

Fue entre los S. XVII y XVIII cuando se separaron las poblaciones de Pirineos de las de la Cordillera Cantábrica (Nores & Naves, 1993). A mediados del S. XIX el oso pardo estaba distribuido por todo el Pirineo y gran parte del Prepirineo, pero a principios del S. XX ya había desaparecido del Prepirineo y quedaban tres núcleos con apariciones esporádicas entre ellos: occidental, central y oriental (Alonso & Toldra, 1993; Caussimont *et al.*, 1993) (Figura 29).

En los 50 se hablaba de que la población osera pirenaica constaba de unos 70 animales (Couturier, 1954). En los 70, 30 osos en el Pirineo francés (François Merlet, 1971). En el año 1991 ya sólo quedaban 11 osos en el núcleo occidental y 1 o 2 en el central (Caussimont *et al.*, 1993).

Con el objetivo de poder hacer una reintroducción de osos en los Pirineos Taberlet & Bouvet (1994) realizan el primer trabajo sobre la filogeografía del oso pardo a nivel europeo, a fin de identificar a la población más idónea. Aunque, como ya se ha visto, esta población está relacionada con las de la Cordillera Cantábrica y las del Sur de Escandinavia, todas estas poblaciones tenían problemas a su vez debido al bajo número de individuos. Es por esto que se optó por hacer una reintroducción de osos del refugio balcánico, concretamente de Eslovenia. En 1996-1997, en los Pirineos franceses se introdujeron 3 individuos (2 hembras y un macho) (Palazón *et al.*, 2002), y el 2006, 5 ejemplares más, con motivo de la muerte de Cannelle, la última osa autóctona de Pirineos (Palazón *et al.*, 2011). La población actual ha aumentado en los últimos años, y se presupone que es de alrededor de 25-30 ejemplares, todos ellos en mayor o menor medida descendientes de osos eslovenos (Palazón *et al.*, 2011).



**Figura 29. Distribución aproximada de los últimos osos pardos autóctonos de Pirineos** (Alonso & Toldra, 1993; Caussimont *et al.*, 1993).

Con la muerte de la osa Cannelle, moría también la posibilidad de una continuidad del linaje materno pirenaico, por lo que en la actualidad los osos pirenaicos poseen linaje mitocondrial esloveno. En la literatura sólo se pueden encontrar las secuencias mitocondriales de 5 individuos de Pirineos: 4 del trabajo de Taberlet & Bouvet (1994) procedentes de los osos de antes de la reintroducción y que tienen la misma secuencia, y uno fósil de edad indeterminada publicado en el trabajo de Bon *et al.* (2008) procedente de la localidad francesa de Ariège que presenta un haplotipo distinto aunque relacionado. Además de estos individuos, para este trabajo se ha secuenciado un fragmento de ADNmt de 135 pdb procedente de un oso de Civis (Lleida) que murió en 1922 y cuya piel está depositada en el Museu de Ciències Naturals de Barcelona bajo la sigla MZB 82-7388. Aunque la secuencia, recogida en el ANEXO II no es coincidente en su totalidad con la de Taberlet & Bouvet (1994), las partes en la que coinciden son idénticas, por lo que parece que al menos este linaje estuvo presente en Pirineos al menos en los últimos 80 años antes de que se extinguiese. El que en Mont Ventoux (Francia), en los últimos 2000 años esté presente este grupo, pero con dos haplotipos diferentes (secuencias largas), nos hace pensar que la variabilidad en la zona era mayor, y si tenemos en cuenta las edades, parece que se extendió hacia el norte el linaje pirenaico en época reciente, ya que en esa cueva francesa, lo que encontramos en fechas anteriores es el subclado 1b.

Con estos datos tan escasos, sería interesante un estudio genético de fósiles de Pirineos y de más pieles de individuos históricos, si es que existen más que las tres que hay en el Museu de Ciències Naturals de Barcelona y que se estudiaron en esta Tesis. En comparación con la población cantábrica en la que hay cerca de 40 fósiles y casi 30 individuos actuales secuenciados, la pirenaica es la gran desconocida.

#### 4.3.2. El oso pardo cantábrico

La población osera cantábrica se separa de la pirenaica entre los S. XVII y XVIII (Nores & Naves, 1993). Aunque en épocas anteriores la caza del oso estaba restringida a la nobleza



(Nores & Naves, 1993), es a partir de la aparición de las armas de fuego cuando la población osera se empieza a reducir drásticamente. Durante el S. XVIII en Asturias se abatían unos 150 osos al año (Grande del Brío *et al.*, 2002). En el S. XIX, la población cantábrica se extendía desde el este de Galicia, hasta la frontera cántabra con el país vasco. La distribución siguió disminuyendo hasta que, en los años 50 del S. XX, ya se establecen los dos núcleos oseros cantábricos: el occidental y el oriental (Nores & Naves, 1993). Couturier (1954) calcula que al inicio de esta década pueden quedar 40 ejemplares distribuidos entre las dos subpoblaciones.

En Galicia, en la zona de los Ancares, muy próxima a Asturias, parece que nunca dejó de existir el oso, o al menos osos que hacían incursiones desde la población osera asturiana. En la zona del Sur de Lugo, Este de Ourense y Noroeste de León, aunque en número bajo, parece que en los años 40-50 todavía existía y tenía contacto con los osos cantábricos. En los 60-70 con la despoblación del campo, todavía se cita en León y Ourense. En O Courel es ya una rareza. Posteriormente, en los años 70-80 se debe extinguir en Galicia y León, y ya en los 90 parece que las incursiones en el territorio Galaico-Leonés vienen de la mano de poblaciones de Asturias. Con la construcción de las grandes autopistas, sobre todo la A6, se corta el paso entre la población asturiana y los pocos osos que pudieran quedar en la zona de León y Zamora (Grande del Brío *et al.*, 2002).

El oso pardo se ha tenido que enfrentar en los últimos milenios a la caza y a la destrucción del hábitat, y esto ha sido lo que ha moldeado su población actual. Al eliminar el hombre de forma antinatural a los osos, estos espacios vacíos se van ocupando por otros osos de zonas vecinas, por lo que vamos a tener un panorama genético diferente de que si la renovación de la población sólo atendiese a nuevos nacimientos y a bajas por competencia del territorio o por muertes naturales. Así por ejemplo, en Naves & Palomero (1993) se describen dos casos de recolonización de zonas de las que había desaparecido o visitaba esporádicamente: montes del Concejo de Proaza (Asturias), y la Sierra de Courio situada en los Concejos de Belmonte de Miranda y Salas. Ambos lugares se recolonizaron en los años 50 del S. XX.

La localización de las muestras cantábricas que usan Taberlet & Bouvet (1994) no se proporciona en el trabajo. Analiza un total de dos muestras. Las secuencias son idénticas, salvo que una tiene una T más en la zona poliT, que como ya se ha comentado, es un microsatélite y varía para cada individuo. De todas formas, esta zona no está contenida en ninguno de los análisis que hemos realizado.

Valdiosera *et al.* (2008) analiza muestras de osos actuales de la población cantábrica procedentes del trabajo de García Garitagoitia *et al.* (2003) en el que se individualizaron un total de 51 osos de la población occidental de los Concejos asturianos de Belmonte, Somiedo, Cangas de Narcea, Degaña e Ibias, y 3 del núcleo oriental de Amieva y Ponga. En total Valdiosera *et al.* (2008) presenta 24 nuevas secuencias de ADNmt pertenecientes a otros tantos individuos distintos, aunque no se detalla su procedencia exacta. De estos 24 osos, 21 tenían una secuencia de ADNmt idénticas a las secuencias de Taberlet & Bouvet (1994). Incluso una de estas muestras, la única con procedencia identificable, era de Tielve (Asturias) y tenía 40 años de antigüedad. Así pues, al menos después de los años 50, que es cuando se producen algunas de las recuperaciones de territorios por parte del oso, el haplotipo actual ya está

presente en la zona. En ese trabajo, encuentra que hay tres de estos individuos actuales que tienen otros tantos haplotipos diferentes. Toda la secuencia es igual excepto que dos de ellos tienen una o dos bases sin identificar en la parte final, y el otro, tiene también una base sin identificar, y además una base que sí que es diferente. Todas estas anomalías están en la parte 3' final de la secuencia, por lo que es muy probable que se deban a fallos en la secuenciación..

En esta tesis se presentan las secuencias de 6 nuevos individuos, procedentes de los concejos de Teverga, Somiedo, Proaza y Quirós, todas ellas idénticas. Todas las muestras se han recogido en el 2009, excepto la de Quirós que es del 2014. Estas secuencias, recogidas en el ANEXO II son más largas que todas las publicadas hasta ahora, y en donde coinciden, son también idénticas.

Según esto, la variedad genética en cuanto al ADNmt es mínima. Esto es debido posiblemente a que haya habido un gran cuello de botella en estas últimas décadas. La recolonización que tuvo lugar en los años 50 tuvo que ser a partir de pocos individuos, y en general las hembras deberían de ser ya del haplotipo cantábrico actual. Esta población mínima de los años 50, lejos de crecer debió de continuar su descenso. A partir de 1989 se empezaron a censar las osas con crías, como método de conocer el tamaño real de la población. Así en el primer cuatrienio, 1989-1992, encontraron que había 22 hembras con crías en la población occidental, y 5 en la oriental, y a partir de ahí fue aumentando paulatinamente (Palomero *et al.*, 2006). A partir de estos datos es difícil saber cual fue el número mínimo de hembras, pero no debió de ser muy alto.

En principio se pueden dar por desaparecidos los haplotipos dominantes en la primera mitad del Holoceno. Quizás en la población oriental, o en la relictas de León y Zamora podría existir todavía algún miembro de este grupo.

Es difícil explicar como el haplotipo actual cantábrico llegó a ser el único de la zona. Tenemos datos desde hace 10.000 años, hasta hace 400 de que en la Cordillera Cantábrica el único grupo que aparece es el holoceno, y el haplotipo más común, que es también el que más perdura en el tiempo, es el número 3. Hay datos fósiles de las mismas zonas en las que hoy en día existe zona osera, y sin embargo el haplotipo cantábrico actual (1a) no aparece por ningún lado. Si echamos la vista atrás, solo aparece un individuo muy cercanamente emparentado en Dalarna cazado en el año 1864, y si vamos más atrás en el tiempo en la cueva de Akouker en Algeria sobre el S. V dC. Una posible explicación a todo esto, es que el haplotipo cantábrico actual haya llegado antes a la Península Ibérica que el grupo Holoceno y que colonizase la Península. En el LGM pudo haber desaparecido del norte peninsular y haberse dirigido hacia el sur evitando los glaciares. Podría considerarse un “refugio dentro del refugio”. Con el descenso del nivel del mar, cruzarían el estrecho de Gibraltar saltando de isla en isla, y finalmente colonizarían el norte de África. Ya en época histórica, cuando el declive del oso pardo es más acusado, pudo haber reocupado zonas del norte que fueron abandonadas por el grupo holoceno hasta que el azar hizo que fuese el único haplotipo imperante.



## 6.5. Conclusiones

El oso pardo tiene su origen en Asia..En base a datos genéticos y cronológicos, proponemos que la salida de Asia hacia Europa, Asia y America, no se produjo en una única oleada de expansión, sino en varias oleadas a lo largo del tiempo. La distribución actual de los linajes mitocondriales de oso pardo refleja esta dinámica expansiva, a consecuencia de la cual, los linajes mas antiguos se encuentran en las zonas mas periféricas y aisladas de la distribución, mientras que los mas recientes aparecen en zonas centrales.El avance de los hielos provocaría desplazamientos hacia el Sur de Asia, aislaría Europa o formaría un puente hacia América. La desaparición de los casquetes haría que hubiese nuevas tierras para colonizar y la consiguiente expansión de un nuevo clado siempre y cuando estuviera el territorio libre.

Según nuestros datos, la Península Ibérica no funcionó como un refugio para el subclado 1a. El refugio críptico podría situarse en Francia, y a partir de ahí colonizar primero las Islas Británicas, después la Península Ibérica, y por último Escandinavia. Además de los datos genéticos, las dataciones avalan estos resultados, ya que se ven momentos de expansión en los que hay muchos individuos cohetaneos.

El haplotipo de los osos cantábricos actuales no aparece en ninguno de los fósiles estudiados hasta el momento de la Península Ibérica. Por su situación en los network, parece que apareció antes que los haplotipos holocenos ibéricos, por lo que podía haber llegado a la Península Ibérica antes del MIS 2, y luego refugiarse hacia el sur y/o el oeste en las épocas más frías donde pudo llegar incluso al Norte de África. Posteriormente, ya en época histórica, se pudo expandir hacia el norte y ocupar los ecosistemas en los que los osos holocenos fueron desapareciendo por presión humana. Sería necesario la secuenciación y datación de restos de la especie en el resto de la Península Ibérica para poder contrastar esta hipótesis.

El subclado 1b se expandió a partir de una población centroeuropea de haplotipo igual o similar al encontrado en la cueva de Winden (Austria). El refugio de este subclado pudo situarse en Croacia donde se encuentra la mayor variabilidad actual.

## 6.6. Bibliografía

- Aldhouse-Green S. & Pettitt P. (1998) Paviland Cave: contextualizing the “Red Lady.” *Antiquity*, **72**, 756–772.
- Alonso M. & Toldra L.-X. (1993) El oso pardo en Catalunya. *El Oso Pardo (Ursus arctos) en España* (ed. by J. Naves and G. Palomero), pp. 339–350. Instituto Nacional Para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Andersen B.G. & Borns Jr. H.W. (1994) *The Ice Age World. An introduction to Quaternary History and Research with Emphasis on North America and Northern Europe during the last 2.5 million years*. Scandinavian University Press, Oslo, Copenhagen, Stockholm.
- Andersen K.K., Azuma N., Barnola J.-M., Bigler M., Biscaye P., Caillon N., Chappellaz J., Clausen H.B., Dahl-Jensen D., Fischer H., Flückiger J., Fritzsche D., Fujii Y., Goto-Azuma K., Grønvold K., Gundestrup N.S., Hansson M., Huber C., Hvidberg C.S., Johnsen S.J., Jonsell U., Jouzel J., Kipfstuhl S., Landais A., Leuenberger M., Lorrain R., Masson-Delmotte V., Miller H., Motoyama H., Narita H., Popp T., Rasmussen S.O., Raynaud D., Rothlisberger R., Ruth U., Samyn D., Schwander J., Shoji H., Siggard-Andersen M.-L., Steffensen J.P., Stocker T., Sveinbjörnsdóttir A.E., Svensson A., Takata M., Tison J.-L., Thorsteinsson T., Watanabe O., Wilhelms F., & White J.W.C. (2004) High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature*, **431**, 147–151.
- Ao H., An Z., Dekkers M.J., Li Y., Xiao G., Zhao H., & Qiang X. (2013) Pleistocene magnetochronology of the fauna and Paleolithic sites in the Nihewan Basin: Significance for environmental and hominin evolution in North China. *Quaternary Geochronology*, **18**, 78–92.
- Avice J.C. (2000) *Phylogeography, the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge.
- Avice J.C., Arnold J., Ball R.M., Bermingham E., Lamb T., Neigel J.E., Reeb C.A., & Saunders N.C. (1987) Intraspecific Phylogeography: The Mitochondrial DNA Bridge Between Population Genetics and Systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 489–522.
- Baca M., Mackiewicz P., Stankovic A., Popović D., Stefaniak K., Czarnogórska K., Nadachowski A., Gąsiorowski M., Hercman H., & Weglenski P. (2013) Ancient DNA and dating of cave bear remains from Niedźwiedzia Cave suggest early appearance of *Ursus ingressus* in Sudetes. *Quaternary International*, **En Prensa**, .
- Bandelt H.-J., Forster P., & Röhl A. (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular biology and evolution*, **16**, 37–48.
- Barnes I., Matheus P., Shapiro B., Jensen D., & Cooper A. (2002) Dynamics of Pleistocene Population Extinctions in Beringian Brown Bears. *Science*, **295**, 2267–2270.
- Barton N. (1999) The Lateglacial or Late and Final Upper Palaeolithic colonization of Britain. *The Archaeology of Britain. An introduction from the Upper Palaeolithic to the Industrial Revolution* (ed. by J. Hunter and I. Ralston), pp. 13–34. Routledge, London.

- Bidon T., Janke A., Fain S.R., Eiken H.G., Hagen S.B., Saarma U., Hallström B.M., Lecomte N., & Hailer F. (2014) Brown and polar bear Y chromosomes reveal extensive male-biased gene flow within brother lineages. *Molecular biology and evolution*, **31**, 1353–63.
- Bintanja R., van de Wal R.S.W., & Oerlemans J. (2005) Modelled atmospheric temperatures and global sea levels over the past million years. *Nature*, **437**, 125–128.
- Bon C., Caudy N., de Dieuleveult M., Fosse P., Philippe M., Maksud F., Beraud-Colomb E., Bouzaid E., Kefi R., Laugier C., Rousseau B., Casane D., van der Plicht J., & Elalouf J.-M. (2008) Deciphering the complete mitochondrial genome and phylogeny of the extinct cave bear in the Paleolithic painted cave of Chauvet. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 17447–17452.
- Bray S.C.E. (2010) *Mitochondrial DNA analysis of the evolution and genetic diversity of ancient and extinct bears*. University of Adelaide,
- Bray S.C.E., Austin J.J., Metcalf J.L., Østbye K., Østbye E., Lauritzen S.-E., Aaris-Sørensen K., Valdiosera C., Adler C.J., & Cooper A. (2013) Ancient DNA identifies post-glacial recolonisation, not recent bottlenecks, as the primary driver of contemporary mtDNA phylogeography and diversity in Scandinavian brown bears. *Diversity and Distributions*, **19**, 245–256.
- Burrows M.T., Schoeman D.S., Richardson A.J., Molinos J.G., Hoffmann A., Buckley L.B., Moore P.J., Brown C.J., Bruno J.F., Duarte C.M., Halpern B.S., Hoegh-Guldberg O., Kappel C. V., Kiessling W., O'Connor M.I., Pandolfi J.M., Parmesan C., Sydeman W.J., Ferrier S., Williams K.J., & Poloczanska E.S. (2014) Geographical limits to species-range shifts are suggested by climate velocity. *Nature*, **507**, 492–495.
- Cahill J.A., Green R.E., Fulton T.L., Stiller M., Jay F., Ovsyanikov N., Salamzade R., St. John J., Stirling I., Slatkin M., & Shapiro B. (2013) Genomic Evidence for Island Population Conversion Resolves Conflicting Theories of Polar Bear Evolution. *PLoS Genetics*, **9**, e1003345.
- Calvignac S., Hughes S., & Hänni C. (2009) Genetic diversity of endangered brown bear (*Ursus arctos*) populations at the crossroads of Europe, Asia and Africa. *Diversity and Distributions*, **15**, 742–750.
- Calvignac S., Hughes S., Tougaard C., Michaux J., Thevenot M., Philippe M., Hamdine W., & Hänni C. (2008) Ancient DNA evidence for the loss of a highly divergent brown bear clade during historical times. *Molecular Ecology*, **17**, 1962–1970.
- Caussimont G., Herrero J., & García-Serrano A. (1993) El oso pardo en Aragón y Navarra. *El Oso Pardo (Ursus arctos) en España* (ed. by J. Naves and G. Palomero), pp. 323–338. Instituto Nacional Para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Ceballos Hornero A. & Ceballos Hornero D. (2003) Los espectáculos del anfiteatro en hispania. *Iberia. Revista de la Antigüedad*, **6**, 57–70.
- Chaix L. & Valton B. (2007) Le crâne d'ours brun fossile (*Ursus arctos* Linné) de la grotte de Coume-Nère. *Reveu de Paléobiologie*, **26**, 671–676.

- Clark C.D., Hughes A.L.C., Greenwood S.L., Jordan C., & Sejrup H.P. (2012) Pattern and timing of retreat of the last British-Irish Ice Sheet. *Quaternary Science Reviews*, **44**, 112–146.
- Clot A. & Duranthon F. (1990) *Les mammifères fossiles du Quaternaire dans les Pyrénées*. Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse,
- Couturier M.A.J. (1954) *L'Ours Brun. Ursus Arctos L.* Grenoble.
- Cronin M.A., McDonough M.M., Huynh H.M., & Baker R.J. (2013) Genetic relationships of North American bears (*Ursus*) inferred from amplified fragment length polymorphisms and mitochondrial DNA sequences. *Canadian Journal of Zoology*, **91**, 626–634.
- Davison J., Ho S.Y.W., Bray S.C., Korsten M., Tammelaht E., Hindrikson M., Østbye K., Østbye E., Lauritzen S.-E., Austin J., Cooper A., & Saarma U. (2011) Late-Quaternary biogeographic scenarios for the brown bear (*Ursus arctos*), a wild mammal model species. *Quaternary Science Reviews*, **30**, 418–430.
- Delisle I. & Strobeck C. (2002) Conserved Primers for Rapid Sequencing of the Complete Mitochondrial Genome from Carnivores, Applied to Three Species of Bears. *Molecular Biology and Evolution*, **19**, 357–361.
- Dobson M. & Wright A. (2000) Faunal relationships and zoogeographical affinities of mammals in north-west Africa. *Journal of Biogeography*, **27**, 417–424.
- Edwards C.J. & Barnett R. (2014) Himalayan “yeti” DNA: polar bear or DNA degradation? A comment on “Genetic analysis of hair samples attributed to yeti” by Sykes et al. (2014). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **282**, 20141712–20141712.
- Edwards C.J., Ho S.Y.W., Barnett R., Coxon P., Bradley D.G., Lord T.C., & O'Connor T. (2014) Continuity of brown bear maternal lineages in northern England through the Last-glacial period. *Quaternary Science Reviews*, **96**, 131–139.
- Edwards C.J., Suchard M.A., Lemey P., Welch J.J., Barnes I., Fulton T.L., Barnett R., O'Connell T.C., Coxon P., Monaghan N., Valdiosera C.E., Lorenzen E.D., Willerslev E., Baryshnikov G.F., Rambaut A., Thomas M.G., Bradley D.G., & Shapiro B. (2011) Ancient Hybridization and an Irish Origin for the Modern Polar Bear Matriline. *Current Biology*, **21**, 1251–1258.
- Epplert W.C. (2001) *Animal spectacula of the Roman Empire*. British Columbia,
- Erdbrink D.P. (1953) *A review of the fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogenese based upon their dentition*. Deventer-Jan de Lange, Amsterdam.
- Evin J., Bintz P., & Monjuvent G. (1994) Human settlements and the last deglaciation in the French Alps. *Radiocarbon*, **36**, 345–357.
- Fernández Rodríguez C. (2010) Análisis de un esqueleto de oso pardo (*Ursus arctos L.*) hallado en la cueva de la Braña-Arintero. *Los hombres mesolíticos de la Braña-Arintero (Valdelugueros, León)* (ed. by J.M. Vidal Encinas and M.E. Prada Marcos), pp. 146–157. Junta de Castilla y León. Consejería de Cultura y Turismo,

- Fornander E., Eriksson G., & Lidén K. (2008) Wild at heart: Approaching Pitted Ware identity, economy and cosmology through stable isotopes in skeletal material from the Neolithic site Korsnäs in Eastern Central Sweden. *Journal of Anthropological Archaeology*, **27**, 281–297.
- François Merlet (1971) *Seigneur des Pyrénées: l'ours*.
- Fu Q., Mitnik A., Johnson P.L.F., Bos K., Lari M., Bollongino R., Sun C., Giemsch L., Schmitz R., Burger J., Ronchitelli A.M., Martini F., Cremonesi R.G., Svoboda J., Bauer P., Caramelli D., Castellano S., Reich D., Pääbo S., & Krause J. (2013) A Revised Timescale for Human Evolution Based on Ancient Mitochondrial Genomes. *Current Biology*, **23**, 1–7.
- Galbreath G.J., Groves C.P., & Waits L.P. (2007) Genetic resolution of composition and phylogenetic placement of the isabelline bear. *Ursus*, **18**, 129–131.
- García Garitagoitia J.L., Rey Fraile I., & Doadrio Villarejo I. (2003) Estudio genetico del oso pardo cantábrico en Asturias. .
- García N. & Arsuaga J.L. (2001) *Ursus dolinensis* : a new species of Early Pleistocene ursid from Trinchera Dolina , Atapuerca (Spain). *Paléontologie / Palaeontology*, **332**, 717–725.
- García-Vázquez A., Grandal-d'Anglade A., Vaqueiro Rodríguez M., & Vidal Romaní J.R. (2011) On the relation between cave and brown bears in O Courel Sierra (Galicia, NW Spain). *Quaternaire, Hors-série, Hors-série*, 59–69.
- García-Vázquez A., Pinto Llona A.C., González-Fortes G.M., & Grandal-d'Anglade A. Distribución y cronología del oso pardo (*Ursus arctos* L.) en la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior y Holoceno. *Spanish Journal of Palaeontology*, **29**, .
- García-Vázquez A., Pinto Llona A.C., González-Fortes G.M., & Grandal-d'Anglade A. (2015) Distribución y cronología del oso pardo (*Ursus arctos* L.) en la Península Ibérica durante el Pleistoceno Superior y Holoceno. *Spanish Journal of Palaeontology*, **30**, 161–184.
- Glørstad H. (2014) Deglaciation, sea-level change and the Holocene colonization of Norway. *Geological Society, London, Special Publications*, **411**, 2005–2007.
- González-Fortes G., García-Vázquez A., Pinto Llona A.C., & Grandal-d'Anglade A. Estudio de la preservación de ADN en muestras de úrsidos Pleistocenos y Holocenos del NW de la Península Ibérica. *Cadernos Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, .
- Grande del Brío R., Hernando Ayala A., & Piñeiro Maceiras J. (2002) *El Oso Pardo en el noroeste peninsular*. Amaru Ediciones, Salamanca.
- Gutiérrez E. & Pine R.H. (2015) No need to replace an “anomalous” primate (Primates) with an “anomalous” bear (Carnivora, Ursidae). *ZooKeys*, **487**, 141–154.
- Hailer F., Kutschera V.E., Hallstrom B.M., Klassert D., Fain S.R., Leonard J. a., Arnason U., & Janke A. (2012) Nuclear Genomic Sequences Reveal that Polar Bears Are an Old and Distinct Bear Lineage. *Science*, **336**, 344–347.

- Hamdine W., Thévenot M., & Michaux J. (1998) Histoire récente de l'ours brun au Maghreb. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, **321**, 565–570.
- Hänni C., Laudet V., Stehelin D., & Taberlet P. (1994) Tracking the origins of the cave bear (*Ursus spelaeus*) by mitochondrial DNA sequencing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **91**, 12336–12340.
- Harington C.R., Cournoyer M., Chartier M., Fulton T.L., & Shapiro B. (2014) Brown bear (*Ursus arctos*) (9880 ± 35 BP) from late-glacial Champlain Sea deposits at Saint-Nicolas, Quebec, Canada, and the dispersal history of brown bears. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **535**, 527–535.
- Hewitt G. (2000) The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**, 907–913.
- Hewitt G.M. (1999) Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**, 87–112.
- Hirata D., Abramov A. V., Baryshnikov G.F., & Masuda R. (2014) Mitochondrial DNA haplogrouping of the brown bear, *Ursus arctos* (Carnivora: Ursidae) in Asia, based on a newly developed APLP analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, **111**, 627–635.
- Hirata D., Mano T., Abramov A. V., Baryshnikov G.F., Kosintsev P. a, Vorobiev A. a, Raichev E.G., Tsunoda H., Kaneko Y., Murata K., Fukui D., & Masuda R. (2013) Molecular phylogeography of the brown bear (*Ursus arctos*) in Northeastern Asia based on analyses of complete mitochondrial DNA sequences. *Molecular biology and evolution*, **30**, 1644–1652.
- Hofreiter M., Capelli C., Krings M., Waits L., Conard N., Münzel S., Rabeder G., Nagel D., Paunovic M., Jambresic G., Meyer S., Weiss G., & Pääbo S. (2002) Ancient DNA Analyses Reveal High Mitochondrial DNA Sequence Diversity and Parallel Morphological Evolution of Late Pleistocene Cave Bears. *Molecular Biology*, **19**, 1244–1250.
- Hofreiter M., Serre D., Rohland N., Rabeder G., Nagel D., Conard N., Münzel S., & Pääbo S. (2004) Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**, 12963–12968.
- Hofreiter M. & Stewart J. (2009) Ecological Change , Range Fluctuations and Population Dynamics during the Pleistocene. *Current Biology*, **19**, R584–R594.
- Jackson J. V., Talbot S.L., & Farley S. (2008) Genetic characterization of Kenai brown bears (*Ursus arctos*): microsatellite and mitochondrial DNA control region variation in brown bears of the Kenai Peninsula, south central Alaska. *Canadian Journal of Zoology*, **86**, 756–764.
- Jacobi R.M. & Higham T.F.G. (2008) The “Red Lady” ages gracefully: new ultrafiltration AMS determinations from Paviland. *Journal of Human Evolution*, **55**, 898–907.
- Keis M., Remm J., Ho S.Y.W., Davison J., Tammeleht E., Tumanov I.L., Saveljev A.P., Männil P., Kojola I., Abramov A. V., Margus T., & Saarma U. (2012) Complete mitochondrial genomes and a novel spatial genetic method reveal cryptic phylogeographical structure and

- migration patterns among brown bears in north-western Eurasia. *Journal of Biogeography*, n/a–n/a.
- Knapp M., Rohland N., Weinstock J., Baryshnikov G., Sher A., Nagel D., Rabeder G., Pinhasi R., Schmidt H. a, & Hofreiter M. (2009) First DNA sequences from Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns. *Molecular ecology*, **18**, 1225–1238.
- Kocijan I., Galov A., Četković H., Kusak J., Gomerčić T., & Huber Đ. (2011) Genetic diversity of Dinaric brown bears (*Ursus arctos*) in Croatia with implications for bear conservation in Europe. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **76**, 615–621.
- Kohn M., Knauer F., Stoffella A., Schröder W., & Pääbo S. (1995) Conservation genetics of the European brown bear - a study using excremental PCR of nuclear and mitochondrial sequences. *Molecular ecology*, **4**, 95–103.
- Korsten M., Ho S.Y.W., Davison J., Pähni B., Vulla E., Roht M., Tumanov I.L., Kojola I., Andersone-Lilley Z., Ozolins J., Pilot M., Mertzanis Y., Giannakopoulos A., Vorobiev A.A., Markov N.I., Saveljev A.P., Lyapunova E.A., Abramov A. V, Männil P., Valdmann H., Pazetnov S. V, Pazetnov V.S., Rõkov A.M., & Saarma U. (2009) Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: a general demographic model for mammals? *Molecular Ecology*, **18**, 1963–1979.
- Krause J., Unger T., Noçon A., Malaspinas A.-S., Kolokotronis S.-O., Stiller M., Soibelzon L., Spriggs H., Dear P.H., Briggs A.W., Bray S.C.E., O'Brien S.J., Rabeder G., Matheus P., Cooper A., Slatkin M., Pääbo S., & Hofreiter M. (2008) Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. *BMC Evolutionary Biology*, **8**, 220–232.
- Kurtén B. (1968) *Pleistocene mammals of Europe*. London.
- Kurtén B. (1976) *The cave bear story. Life and death of a vanished animal*. New York.
- Leonard J.A., Wayne R.K., & Cooper A. (2000) Population genetics of Ice Age brown bears. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**, 1651–1654.
- Librado P. & Rozas J. (2009) DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, **25**, 1451–1452.
- Lindqvist C., Schuster S.C., Sun Y., Talbot S.L., Qi J., Ratan A., Tomsho L.P., Kasson L., Zeyl E., Aars J., Miller W., Ingólfsson Ó., Bachmann L., & Wiig Ø. (2010) Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 5053–5057.
- Liu P., Deng C., Li S., Cai S., Cheng H., Baoyin Y., Wei Q., & Zhu R. (2012) Magnetostratigraphic dating of the Xiashagou Fauna and implication for sequencing the mammalian faunas in the Nihewan Basin, North China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **315–316**, 75–85.
- Liu S., Lorenzen E.D., Fumagalli M., Li B., Harris K., Xiong Z., Zhou L., Korneliussen T.S., Somel M., Babbitt C., Wray G., Li J., He W., Wang Z., Fu W., Xiang X., Morgan C.C., Doherty A.,

- O'Connell M.J., McInerney J.O., Born E.W., Dalén L., Dietz R., Orlando L., Sonne C., Zhang G., Nielsen R., Willerslev E., & Wang J. (2014) Population genomics reveal recent speciation and rapid evolutionary adaptation in polar bears. *Cell*, **157**, 785–94.
- Loreille O., Orlando L., Patou-Mathis M., Philippe M., Taberlet P., & Hänni C. (2001) Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineages. *Current Biology*, **11**, 200–203.
- Lunt D.H., E W.L., & C H.B. (1998) Mitochondrial DNA variable number tandem repeats (VNTRs): utility and problems in molecular ecology. *Molecular Ecology*, **7**, 1441–1455.
- Mackinnon M. (2006) Supplying exotic animals for the Roman amphitheatre games: new reconstructions combining archaeological, ancient textual, historical and ethnographic data. *Mouseion*, **6**, 137–161.
- Madurell-Malapeira J., Alba D.M., Aurell-Garrido J., & Moyà-Solà S. (2011) Early steps towards the cave bear lineage: late early Pleistocene remains of *Ursus deningeri* from the Valparadís section (Terrassa, Vallès-Penedès basin, NE Iberian Peninsula). *Paleontologia i evolució*, **5**, 207–210.
- Masuda R., Murata K., Aiurzaniin A., & Yoshida M.C. (1998) Phylogenetic status of brown bears *Ursus arctos* of Asia: A preliminary result inferred from mitochondrial DNA control region sequences. *Hereditas*, **128**, 277–280.
- Matheus P., Burns J., Weinstock J., & Hofreiter M. (2004) Pleistocene Brown Bears in the Mid-Continent of North America. *Brevia*, **306**, 1150.
- Matsushashi T., Masuda R., Mano T., Murata K., & Aiurzaniin A. (2001) Phylogenetic Relationships among Worldwide Populations of the Brown Bear *Ursus arctos*. *Zoological Science of Japan*, **18**, 1137–1143.
- Matsushashi T., Masuda R., Mano T., & Yoshida M.C. (1999) Microevolution of the mitochondrial DNA control region in the Japanese brown bear (*Ursus arctos*) population. *Molecular biology and evolution*, **16**, 676–84.
- Michaux J. & Thevenot M. (2007) Histoire récente de l'ours brun (*Ursus arctos* Linné, 1758) au Maghreb. Contribution des fossiles d'Algérie. *Mésogée*, **63**, 43–49.
- Miller C.R. & Waits L.P. (2003) The history of effective population size and genetic diversity in the Yellowstone grizzly (*Ursus arctos*): implications for conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 4334–4339.
- Miller C.R., Waits L.P., & Joyce P. (2006) Phylogeography and mitochondrial diversity of extirpated brown bear (*Ursus arctos*) populations in the contiguous United States and Mexico. *Molecular ecology*, **15**, 4477–4485.
- Miller W., Schuster S.C., Welch A.J., Ratan A., Bedoya-Reina O.C., Zhao F., Kim H.L., Burhans R.C., Drautz D.I., Wittekindt N.E., Tomsho L.P., Ibarra-Ladette E., Herrera-Estrella L., Peacock E., Farley S., Sage G.K., Rode K., Obbard M., Montiel R., Bachmann L., Ingólfsson Ó., Aars J., Mailund T., Wiig Ø., Talbot S.L., & Lindqvist C. (2012) Polar and brown bear genomes reveal ancient admixture and demographic footprints of past climate change.



- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, E2382–E2390.
- Montgomery W.I., Provan J., McCabe a. M., & Yalden D.W. (2014) Origin of British and Irish mammals: disparate post-glacial colonisation and species introductions. *Quaternary Science Reviews*, **98**, 144–165.
- Münzel S.C., Stiller M., Hofreiter M., Mittnik A., Conard N.J., & Bocherens H. (2011) Pleistocene bears in the Swabian Jura (Germany): Genetic replacement, ecological displacement, extinctions and survival. *Quaternary International*, **245**, 1–13.
- Murtskhvaladze M., Gavashelishvili A., & Tarkhnishvili D. (2010) Geographic and genetic boundaries of brown bear (*Ursus arctos*) population in the Caucasus. *Molecular Ecology*, **19**, 1829–1841.
- Naves J. & Palomero G. (1993) Distribución del oso pardo en la Cordillera Cantábrica. *El oso pardo (Ursus arctos) en España* (ed. by J. Naves and G. Palomero), pp. 35–46. Instituto Nacional Para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Nores C. & Naves J. (1993) Distribucion Histórica del Oso Pardo en la Península Ibérica. *El oso pardo (Ursus arctos) en España* (ed. by J. Naves and G. Palomero), pp. 13–33. Instituto Nacional Para la Conservación de la Naturaleza, Madrid.
- Paetkau D., Shields G.F., & Strobeck C. (1998) Gene flow between insular, coastal and interior populations of brown bears in Alaska. *Molecular ecology*, **7**, 1283–1292.
- Paetkau D. & Strobeck C. (1996) Mitochondria DNA and the phylogeography of Newfoundland black bears. *Canadian Journal of Zoology*, **74**, 192–196.
- Palazón S., Afonso I., Batet A., Sastre N., Francino O., & Ruiz-Olmo J. (2011) Oso pardo en Cataluña: la población se consolida. *Quercus*, **304**, 16–23.
- Palazón S., Alonso M., Ruiz-Olmo J., Pomarol M., Quenette P.-Y., Sainz de la Maza P., & Nunes J. (2002) Resultados de una traslocación de osos pardos de Eslovenia a los Pirineos centrales. *Galemys*, **14**, 27–48.
- Palomero G., Ballesteros F., Blanco J.C., García-Serrano A., Herrero J., & Nores C. (2006) Evolución demográfica y espacial. *Demografía, distribución, genética y conservación del oso pardo cantábrico* (ed. by G. Palomero, F. Ballesteros, J. Herrero, and C. Nores), pp. 138. Fundación Oso Pardo. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Rabeder G., Pacher M., & Withalm G. (2010) Early Pleistocene bear remains from Deutsch-Altenburg (Lower Austria). *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss*, **17**, 1–139.
- Saarma U., Ho S.Y.W., Pybus O.G., Kaljuste M., Tumanov I.L., Kojola I., Vorobiev A.A., I. M.N., Saveljev A.P., Valdmann H., Lyapunova E.A., Abamov A. V, Männil P., Korsten M., Vulla E., Pazetnov S. V, Pazetov V.S., Putchkovskiy S. V, & Rökov A.M. (2007) Mitogenetic structure of brown bears (*Ursus arctos* L.) in northeastern Europe and a new time frame for the formation of European brown bear lineages. *Molecular Ecology*, **16**, 401–413.

- Salomashkina V. V., Kholodova M. V., Tuten'kov O.Y., Moskvitina N.S., & Erokhin N.G. (2014) New data on the phylogeography and genetic diversity of the brown bear *Ursus arctos* Linnaeus, 1758 of Northeastern Eurasia (mtDNA control region polymorphism analysis). *Biology Bulletin*, **41**, 38–46.
- Shields G.F., Adams D., Garner G., Labelle M., Pietsch J., Ramsay M., Schwartz C., Titus K., & Williamson S. (2000) Phylogeography of Mitochondrial DNA Variation in Brown Bears and Polar Bears. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **15**, 319–326.
- Sotnikova M. V, Dodonov A.E., & Pen'kov A. V (1997) Upper Cenozoic bio-magnetic stratigraphy of Central Asian mammalian localities. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **133**, 243–258.
- Stewart J.R. & Lister A.M. (2001) Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 608–613.
- Stewart J.R., Lister A.M., Barnes I., & Dalén L. (2010) Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B*, **277**, 661–671.
- Sturt F., Garrow D., & Bradley S. (2013) New models of North West European Holocene palaeogeography and inundation. *Journal of Archaeological Science*, **40**, 3963–3976.
- Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I., Demidov I., Dowdeswell J.A., Funder S., Gataullin V., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Hubberten H.W., Ingolfsson O., Jakobsson M., Kjær K.H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J.P., Lysa A., Mangerud J., Matiouchkov A., Murray A., Möller P., Niessen F., Nikolskaya O., Polyak L., Saarnisto M., Siegert C., Siegert M.J., Spielhagen R.F., & Stein R. (2004) Late Quaternary ice sheet history of northern Eurasia. *Quaternary Science Reviews*, **23**, 1229–1271.
- Sykes B.C., Mullis R.A., Hagenmuller C., Melton T.W., Sartori M., & B P.R.S. (2014) Genetic analysis of hair samples attributed to yeti, bigfoot and other anomalous primates. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **281**, 20140161.
- Taberlet P. & Bouvet J. (1994) Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proceedings of the Royal Society*, **255**, 195–200.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.-G., & Cosson J.-F. (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**, 453–464.
- Taberlet P., Swenson J.E., Sandegren F., & Bjärvall A. (1995) Localization of a Contact Zone between Two Highly Divergent Mitochondrial DNA Lineages of the Brown Bear *Ursus arctos* in Scandinavia. *Conservation Biology*, **3**, 1255–1261.
- Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., & Kumar S. (2011) MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Method. *Molecular Biology and Evolution*, **28**, 2731–2739.
- De Torres Pérez-Hidalgo T. (1992) The European descendants of *Ursus etruscus*. *Boletín Geológico y Minero*, **103**, 632–642.

- Valdiosera C., García N., Dalén L., Smith C., Kahlke R.-D., Lidén K., Angerbjörn A., Arsuaga J.L., & Götherström A. (2006) Typing single polymorphic nucleotides in mitochondrial DNA as a way to access Middle Pleistocene DNA. *Biology Letters*, **2**, 601–603.
- Valdiosera C., Gómez-Olivencia A., Rios-Garaizar J., Garate D., Svensson E.M., Ureña I., Rodríguez R., Arceredillo D., Iriarte E., & Arsuaga J.L. (2011) El ADN antiguo aplicado a contextos arqueopaleontológicos: el caso de la cueva de Arlanpe (Lemoa , Bizkaia). *Munibe*, **62**, 49–63.
- Valdiosera C.E., García N., Anderung C., Dalén L., Crégut-Bonnoure E., Kahlke R.-D., Stiller M., Brandström M., Thomas M.G., Arsuaga J.L., Götherström A., & Barnes I. (2007) Staying out in the cold: glacial refugia and mitochondrial DNA phylogeography in ancient European brown bears. *Molecular Ecology*, **16**, 5140–5148.
- Valdiosera C.E., Garcia-Garitagoitia J.L., Garcia N., Doadrio I., Thomas M.G., Hänni C., Arsuaga J.-L., Barnes I., Hofreiter M., Orlando L., & Götherström A. (2008) Surprising migration and population size dynamics in ancient Iberian brown bears (*Ursus arctos*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 5123–5128.
- Wagner J. (2010) Pliocene to early Middle Pleistocene ursine bears in Europe: a taxonomic overview. *Journal of the National Museum (Prague)*, **179**, 197–215.
- Waits L., Taberlet P., Swenson J.E., Sandegren F., & Franzén R. (2000) Nuclear DNA microsatellite analysis of genetic diversity and gene flow in the Scandinavian brown bear (*Ursus arctos*). *Molecular ecology*, **9**, 421–31.
- Waits L.P., Talbot S.L., Ward R.H., & Shields G.F. (1998) Mitochondrial DNA Phylogeography of the North American Brown Bear and Implications for Conservation. *Conservation Biology*, **12**, 408–417.
- Xenikoudakis G., Ersmark E., Tison J.-L., Waits L., Kindberg J., Swenson J.E., & Dalén L. (2015) Consequences of a demographic bottleneck on genetic structure and variation in the Scandinavian brown bear. *Molecular Ecology*, **24**, 3441–3454.
- Yu L., Li Y., Ryder O.A., & Zhang Y. (2007) Analysis of complete mitochondrial genome sequences increases phylogenetic resolution of bears (Ursidae), a mammalian family that experienced rapid speciation. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, 198–209.
- Zachos F.E., Otto M., Unici R., Lorenzini R., & Hartl G.B. (2008) Evidence of a phylogeographic break in the Romanian brown bear (*Ursus arctos*) population from the Carpathians. *Mammalian Biology - Zeitschrift für Säugetierkunde*, **73**, 93–101.
- Zedrosser A., Støen O.-G., Sæbø S., & Swenson J.E. (2007) Should I stay or should I go? Natal dispersal in the brown bear. *Animal Behaviour*, **74**, 369–376.

ANEXOS



# ANEXO I

## I.1. Código de Cuevas

Tabla 1. Código de cuevas

Fósiles	
Arcoia	AR
La Canal Fuerte	CF
Cincho de Valdejorada	CV
Cuetu Blanco	CB
O Eixe	EI
Gonzalo Palomar	GP
Pozo La Veiga'l Retuertu	VR
Pozo Toneyo	PT
Pozu la Cigacha	PC
Pena Paleira	PP
Purruñal	PU
Saballeiros	SA
La Sima de los Osos de Somiedo	SO
Sumio de Casares	SC
Tarelo	TA
A Valiña	VA
Actuales	
Actual 1	AC1
Actual 2	AC2
Universidad de León (Montado)	LE1
Universidad de León (El Cuervo)	LE2
Quirós	QU
Pirineos	PI

## I.2. Esqueleto axial

### I.2.1. Cráneo

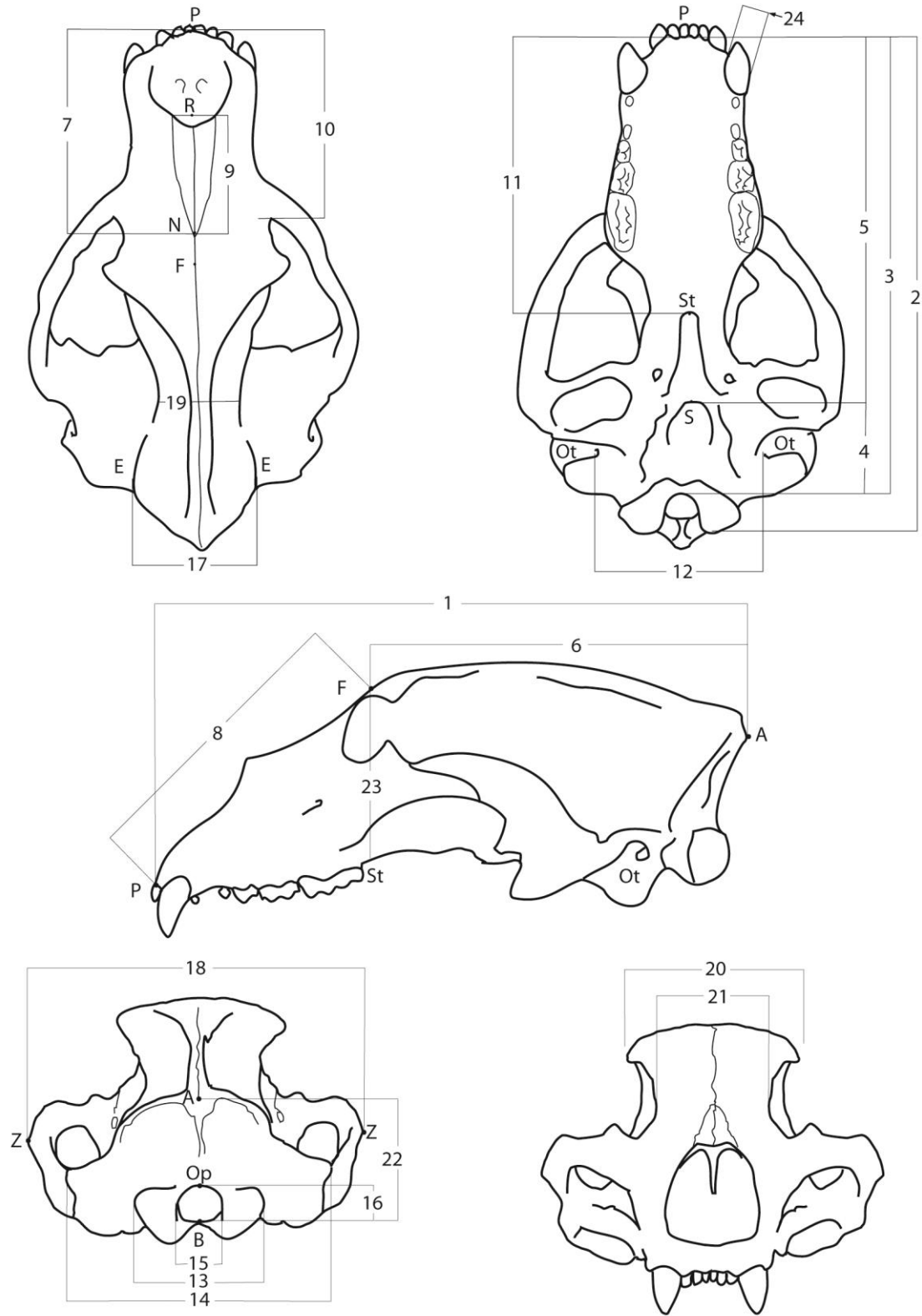


Figura 1. Medidas tomadas en el cráneo

(1) longitud total (Acrocranium-Prosthion); (2) longitud condilobasal (cóndilo occipital-Prosthion); (3) longitud basilar (cóndilo occipital-Prosthion); (4) longitud basicraneal (Basion-Synsphenion); (5) longitud basifacial (Synsphenion-Prosthion); (6) longitud neurocraneal (Acrocranium-frontal medial); (7) longitud viscerocraneal (Nasion-Prosthion); (8) longitud facial (frontal medial-Prosthion); (9) longitud nasal (Nasion-Rhinion); (10) longitud hocico (Infraorbital-Prosthion); (11) longitud palatinal (Staphylion-Prosthion); (12) anchura Otion-Otion; (13) anchura de los cóndilos occipitales; (14) anchura del proceso paraoccipital; (15) anchura del foramen mágnium; (16) altura del foramen mágnium; (17) anchura máxima del neurocráneo (Euryon-Euryon); (18) anchura de los arcos zigomáticos (Zygion-Zygion); (19) anchura mínima del neurocráneo en la constricción; (20) anchura máxima del frontal (Ectorbital-Ectorbital); (21) anchura mínima de las órbitas (Entorbital-Entorbital); (22) altura del triángulo occipital (Acrocranium-Basion); (23) altura máxima del cráneo; (24) diámetro transversal del canino medido en la base del esmalte de la corona.

NMI: 11 fósiles + 3 actuales

Tabla 2. Medidas de cráneos de *U. arctos* (1ª parte)

Cueva	Sexo	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
AR	♂?	ARLU-38	348,50	327,30	309,45	82,39	228,65	193,30	155,47	178,83
CB	♂	CB-010				75,09		164,23		
CF	♂	LCF-001-1996	369,20	350,60	325,25	94,00	234,45	208,70	168,76	193,30
CV	♂	CCV-000		348,75	328,05	91,15	241,20		181,19	195,40
GP	♀?	GP-2	312,45	293,55	278,35	72,18	207,45	176,25	136,79	154,25
PU	♂	PUR-0						224,9		
RT	♂	RT-002	384,90	351,40	333,50	91,49	246,10	212,00	181,13	211,70
RT	♂	RT-001	397,30	357,80	340,00	95,27	251,65	220,60		202,10
SO	♀	SH5-97-N20-2	333,70	320,60	303,35	81,67	220,90	191,66	142,26	168,01
SO	♀	SH5-98-U30-001	315,85	302,55	288,30	76,24	215,05	170,57	142,77	164,23
VR	♀?	PVR-012	310,25	287,60	274,15	69,20	206,70	171,30	139,19	167,35
AC2	♀	Cráneo 002	267,40	260,25	243,65	64,81	179,60	157,02	116,95	127,85
AC1	♀	Cráneo 001	262,00	245,75	230,95	66,42	170,70	158,90		118,15
LE1	♂		349,25	313,10	288,45	92,43	194,84	222,25	130,02	173,15

Tabla 3. Medidas de cráneos de *U. arctos* (2ª parte)

Cueva	Sexo	Sigla	9	10	11	12	13	14	15	16
AR	♂?	ARLU-38	95,04	128,35	117,34	62,85	71,00	147,22	33,38	21,37
CB	♂	CB-010				97,92	70,84	125,84	39,17	20,25
CF	♂	LCF-001-1996	97,05	141,58	183,25	131,56	73,77	179,28	34,59	23,58
CV	♂	CCV-000	97,75	156,11	186,46	143,13		194,14		24,75
GP	♀?	GP-2	80,92	114,20	152,32	117,01	63,62	138,63	33,60	20,97
PU	♂	PUR-0					128,06	183,42		
RT	♂	RT-001	105,52	152,00	190,37	130,92	70,74	185,28	29,35	19,49
RT	♂	RT-002		153,10	198,15	134,00	70,54	183,47	33,88	20,74
SO	♀	SH5-97-N20-2	82,08	133,26	173,84	102,30	66,66	135,78	33,50	21,56
SO	♀	SH5-98-U30-001	85,03	121,84	157,31	127,93	67,35	134,49	38,89	19,89
VR	♀?	PVR-012	76,93	120,71	160,18	96,57	62,30	137,27	33,92	19,96
AC2	♀	Cráneo 002	71,78	104,54	142,73	85,86	58,81	105,98	32,37	19,11



<b>AC1</b>	♀	Cráneo 001		96,70	130,14	91,14		105,92	32,54	22,28
<b>LE1</b>	♂		64,48	126,96	168,90	110,87	68,85	162,43		

Tabla 4. Medidas de cráneos de *U. arctos* (3ª parte)

Cueva	Sexo	Sigla	17	18	19	20	21	22	23	24
<b>AR</b>	♂?	ARLU-38	86,39	205,12	73,19	115,29	81,46	82,56	97,15	14,36
<b>CB</b>	♂	CB-010	-	159,90	-	89,68	65,49	82,42	116,40	18,20
<b>CF</b>	♂	LCF-001-1996	111,75	234,65	75,22	126,08	86,87	87,01	139,55	17,91
<b>CV</b>	♂	CCV-000	115,18	260,30	78,18	135,18	96,34	-	-	16,05
<b>GP</b>	♀?	GP-2	95,50	-	74,36	105,07	77,97	94,25	129,50	-
<b>PU</b>	♂	Pur-Lu-0	95,07	255,58	75,76	131,32	95,35	-	-	17,01
<b>RT</b>	♂	RT-001	105,54	244,20	78,52	134,37	86,55	137,10	147,30	18,22
<b>RT</b>	♂	RT-002	106,16	236,15	76,57	118,40	85,44	108,5	130,95	14,48
<b>SO</b>	♀	SH5-97-N20-2	93,30	184,12	72,48	103,41	76,19	79,29	115,35	-
<b>SO</b>	♀	SH5-98-U30-001	99,47	176,81	73,00	97,46	69,00	83,94	104,50	13,43
<b>VR</b>	♀?	PVR-012	98,57	170,20	67,47	89,09	66,86	92,75	110,70	13,18
<b>AC2</b>	♀	Cráneo 002	92,74	156,04	70,24	75,32	63,54	83,59	102,33	10,98
<b>AC1</b>	♀	Cráneo 001	95,03	143,73	66,55	71,18	63,70	77,60	105,35	12,22
<b>LE1</b>	♂		98,49	232,95	71,34	124,8	88,80	109,50	127,90	16,39

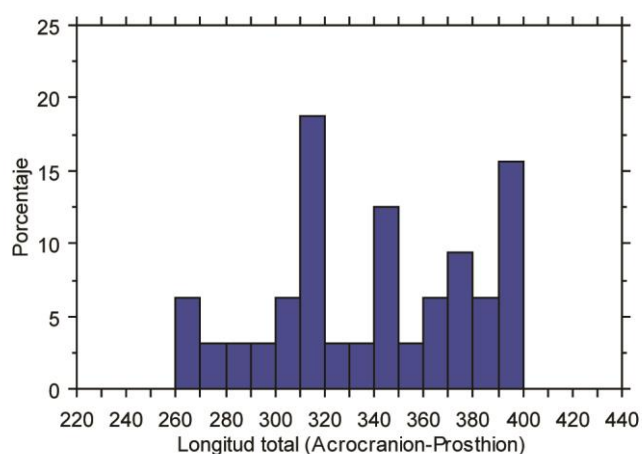


Figura 2. Histograma de la longitud total del cráneo

En esta gráfica se puede observar una distribución multimodal. Las dos modas principales corresponderían a cada uno de los sexos, siendo la inferior la correspondiente a hembras y la mayor a machos. Se observa también una tercera moda intermedia, que corresponde a la superposición de tamaños entre hembras grandes y machos pequeños. La longitud total parece ser un carácter dimórfico aunque no concluyente sobretodo en tamaños intermedios.

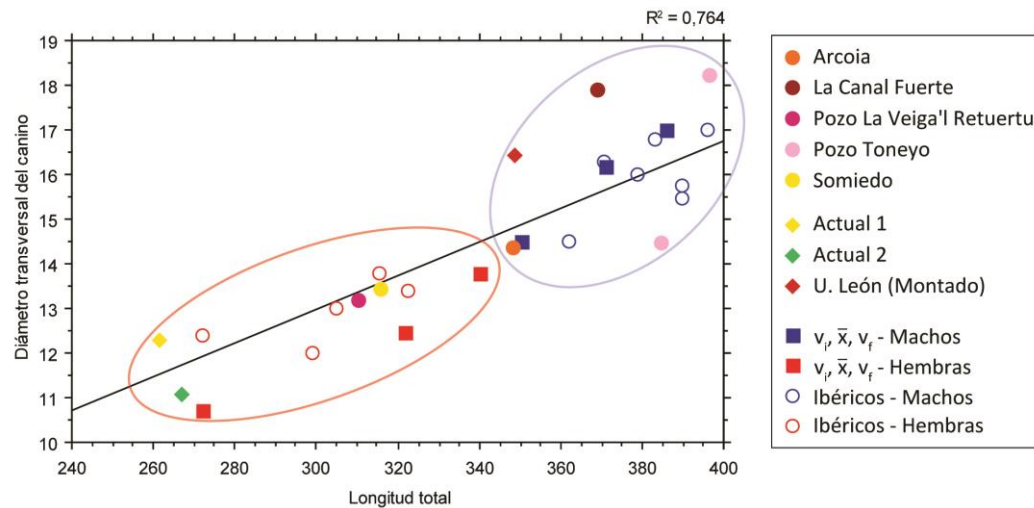


Figura 3. Gráfica bivariada de la longitud total del cráneo frente al diámetro transversal del canino superior.

Los valores se ajustan bastante bien a una recta ( $R^2=0,764$ ). Se puede observar que se forman dos grupos, siendo el de los machos el que tiene los valores más elevados. Los cráneos actuales se sitúan en la parte inferior de la distribución para cada sexo. El cráneo de Arcoia se sitúa en la parte inferior, siendo sus valores ligeramente inferiores a los de los mínimos encontrados para Iberia en de Torres Pérez-Hidalgo (1984). En principio parece que se trataría de un macho pequeño, descartando que se tratase de una hembra extremadamente grande. Los dos cráneos de Pozo Toneyo pertenecen a machos, lo mismo que el de La Canal Fuerte y el oso del esqueleto montado de la Universidad de León. Serían hembras los cráneos de Somiedo y Pozo La Veiga'l Retuertu, además de los dos actuales (actual 1 y actual 2).

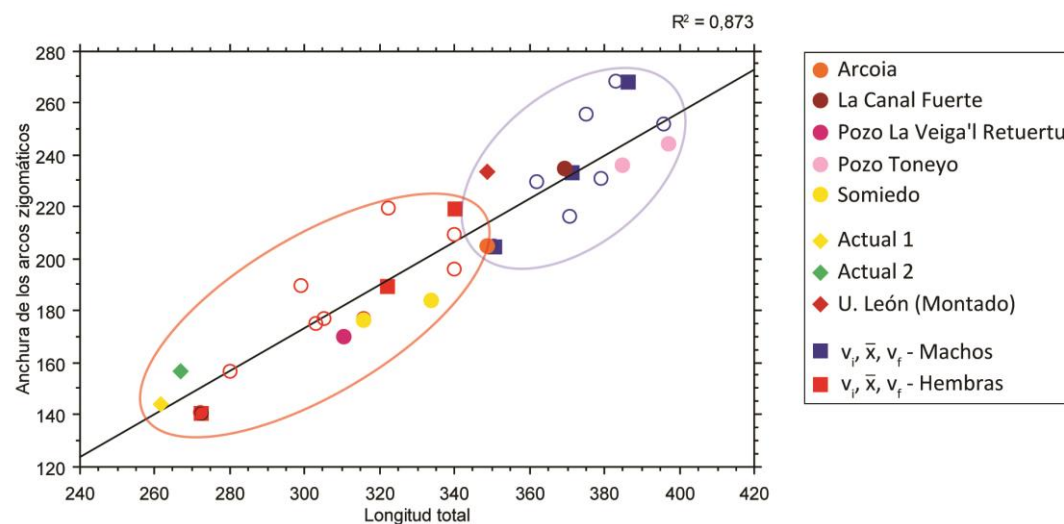


Figura 4. Gráfica bivariada de la longitud total del cráneo frente a la anchura de los arcos zigomáticos

Estas medidas nos dan la idea de la dimensión total de los cráneos en cuanto al largo y al ancho máximo. Las distribuciones de machos y hembras se superponen mínimamente en su parte inferior y superior respectivamente, aunque no se llegan a solapar en las dos dimensiones, ya que la longitud total parece tener mayor dimorfismo sexual que la anchura de los arcos zigomáticos.

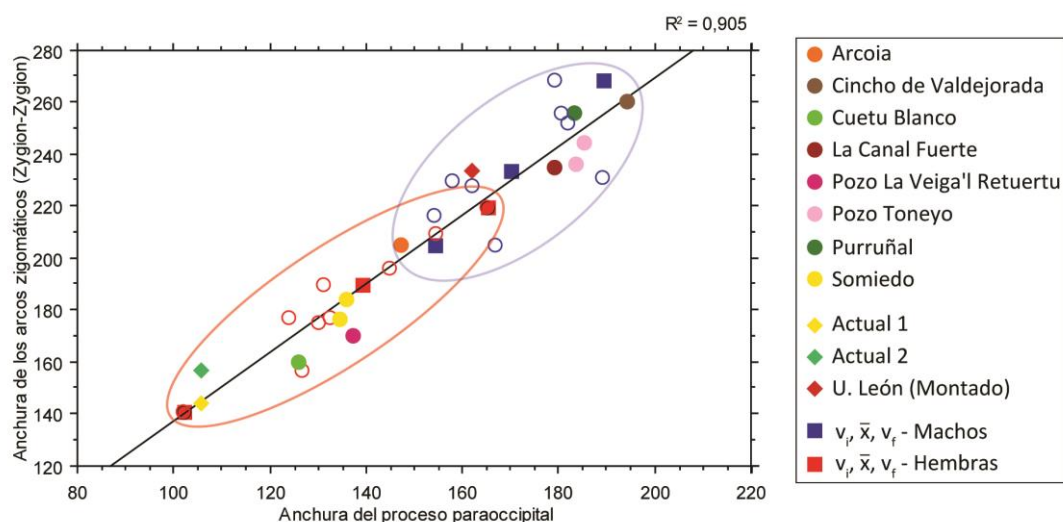


Figura 5. Gráfica bivariada de la anchura del proceso paraoccipital del cráneo frente a la anchura de los arcos zigomáticos.

Se han representado estas dos medidas porque así se puede incluir Purruñal y otros cráneos fragmentados, pero como se puede observar no son medidas tan dimórficas como las anteriores. Los valores se ajustan muy bien a una recta ( $R^2=0,905$ ). Para estos caracteres, las distribuciones de machos y hembras se superponen, sin embargo nos permite caracterizar como macho al oso de Purruñal y al de Cincho de Valdejorada, ya que carecen de las medidas analizadas con anterioridad. También aparece por primera vez el oso de Cuetu Blanco, que por su diámetro del canino caería en la distribución de machos, pero con estas medidas lo encontramos entre las hembras. Esto se debe a que es un juvenil y todavía se encuentra en desarrollo.

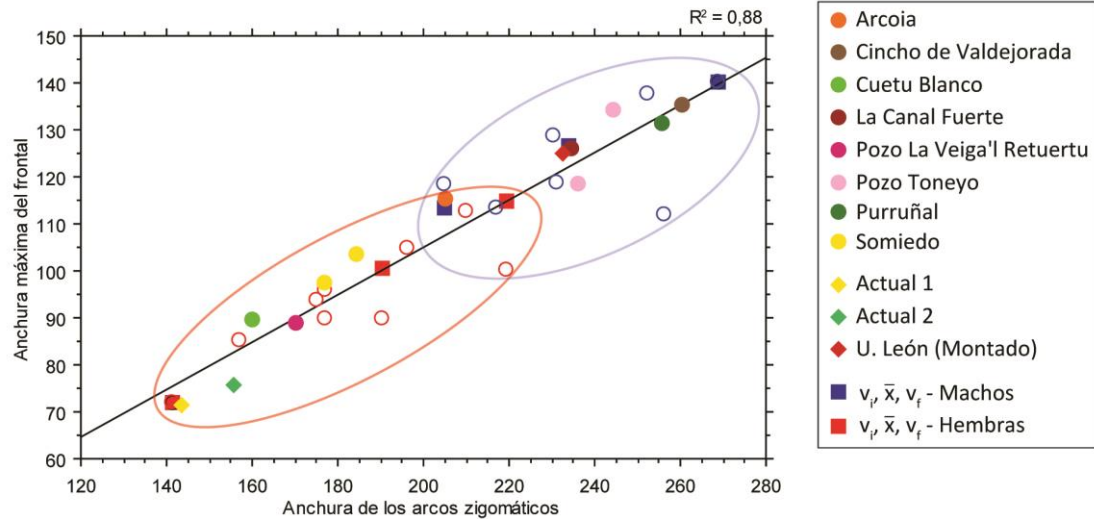


Figura 6. Gráfica bivariada de la anchura de los arcos zigomáticos frente a la anchura máxima del frontal del cráneo.

Como sucedía en el caso anterior, esta medidas también tienen una zona de solapamiento entre machos y hembras, por lo tanto no son caracteres tan definitorios como los que incluyen el ancho del canino, sin embargo, sí que se podría utilizar para cráneos sin caninos o incompletos, aunque teniendo en cuenta que si se encuentran en la mitad de la distribución podría no ser definitorio. También se ajusta muy bien a una recta.

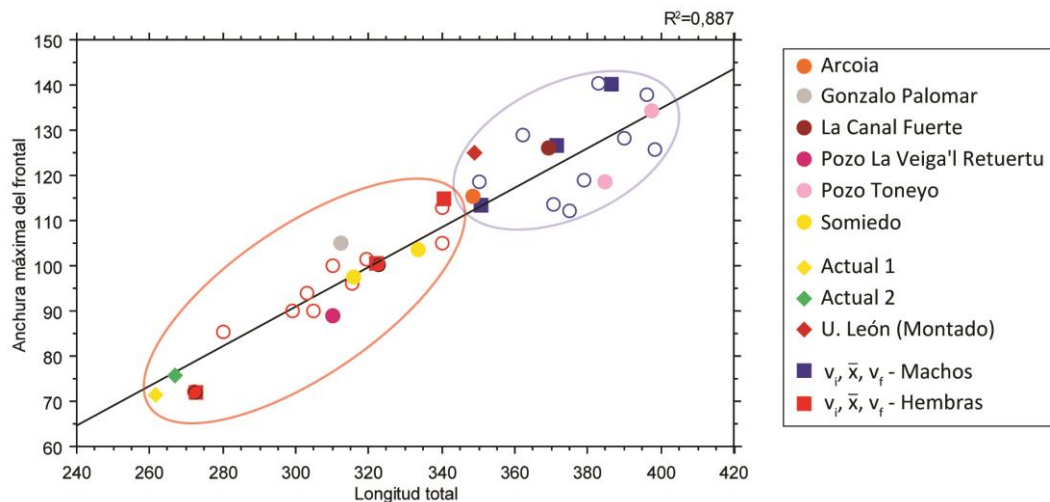
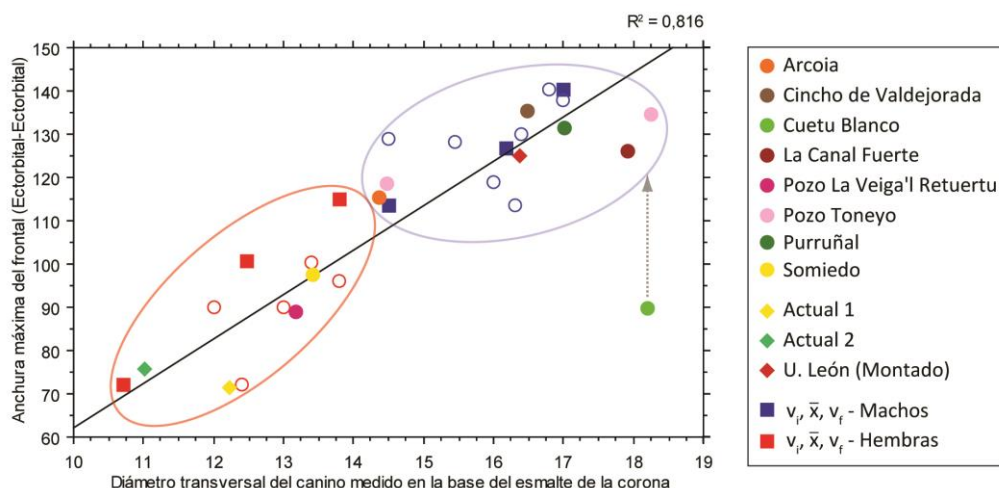


Figura 7. Gráfica bivariada de la longitud total del cráneo frente a la anchura máxima del frontal

No hay superposición en los dos sexos, por lo que sería una buena forma para sexar cráneos que no tengan caninos y/o tengan los arcos zigomáticos rotos, que es algo bastante común. Es lo que sucede por ejemplo con el cráneo de Gonzalo Palomar, que según esto sería una hembra. Su datación de hace 2000 años parece probar que existió una reducción

importante en el tamaño de las hembras si lo comparamos con los dos cráneos actuales. El cráneo de Arcoia otra vez vuelve a situarse en la zona límite de la distribución pero se sigue agrupando con los machos. Por primera vez aparece Gonzalo Palomar que se agrupa con las hembras.



**Figura 8. Gráfica bivariada del diámetro transversal del canino superior frente a la anchura máxima del frontal del cráneo.**

La recta y por lo tanto el valor de  $R^2(0,816)$  se han hallado sin utilizar los datos de Cuetu Blanco, ya que al ser un juvenil, no concuerda su tamaño de canino definitivo con su cráneo todavía en desarrollo. Se ha excluido del análisis pero se ha añadido a posteriori a la gráfica por su interés. Se ha acompañado de una flecha que indicaría hacia donde aumentaría el tamaño en relación con el diámetro del canino, que es de los más grandes de toda la muestra. Con estas medidas también se pueden diferenciar machos y hembras.

Esto se puede utilizar para sexar cráneos que conserven los caninos pero no tengan la longitud ni el ancho completos, pero que sean adultos.

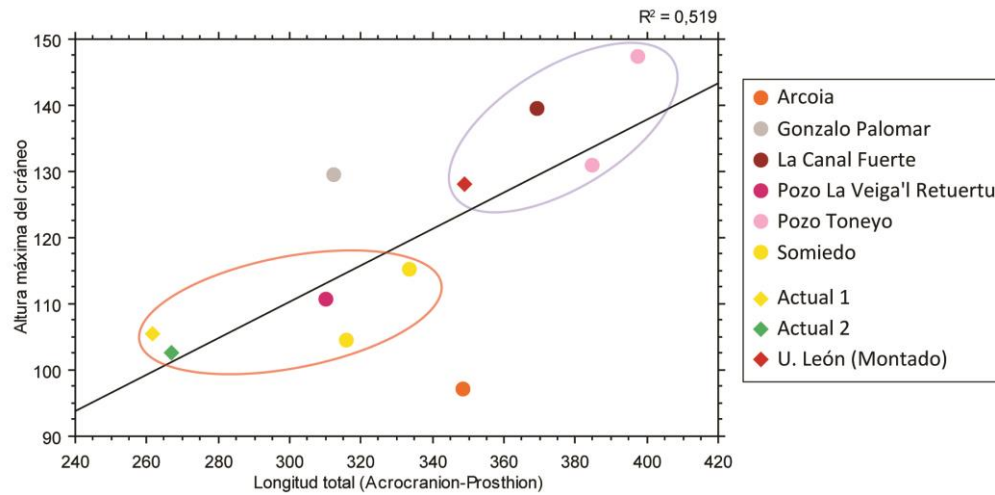
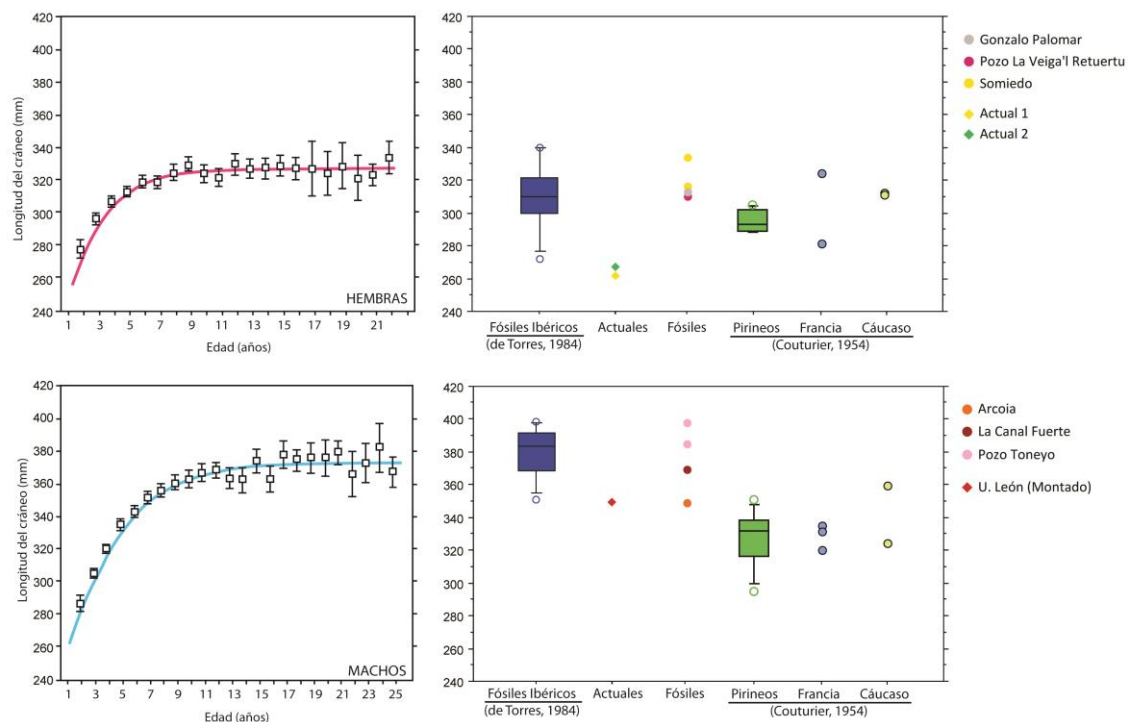


Figura 9. Gráfica bivariada de la longitud total frente a la altura máxima del cráneo

Para estas medidas solo tenemos nuestra muestra, ya que de Torres Pérez-Hidalgo (1984) no toma la altura del cráneo. Nos da una idea de la forma espacial del cráneo en cuanto a largo y alto. Así tenemos que la mayor parte se sitúan en las proximidades de la recta de regresión por lo que cráneos más altos serían más largos, pero con respecto a esto tenemos dos excepciones. El craneo de Arcoia que para el resto de medidas se localizaba dentro de la distribución de machos, y el Gonzalo Palomar, que lo hacía con las hembras. Lo que aquí se observa es que el cráneo de Arcoia sería sustancialmente más bajo que los demás cráneos y que el de Gonzalo Palomar sería más bien alto y corto. También aquí nos estamos enfrentando a cronologías extremas, siendo el de Arcoia de edad pleistocena, y el más antiguo de la muestra, mientras que Gonzalo Palomar es el más joven de los fósiles. Los cráneos actuales siguen la tendencia del resto.



**Figura 10. Longitud del cráneo de grizzlies actuales (Mowat & Heard, 2006) frente a nuestros datos, los ibéricos de Torres Pérez-Hidalgo (1984) y los de distintas poblaciones de osos europeos (Couturier, 1954).**

Como ya se ha visto antes, longitud del cráneo en adultos, no se superponen las distribuciones de machos y de hembras.

Si observamos la gráfica de las hembras de grizzlies, se ve que alcanzan la longitud de cráneo máxima a los 7 años. Se considera que llegan a la adultez a los 5 años. La muestra ibérica es mucho más amplia en cuanto a tamaños que la de los grizzlies, lo que podría indicar que estamos ante osas de diferentes edades o diferentes cronologías. Lo que sí se observa es que en ambas poblaciones se alcanza un máximo de tamaño muy semejante. Los cráneos actuales que hemos medido son más pequeños que los de los Grizzlies adultos, pudiendo equipararse a los de oseznas de 2 años. Al no existir una base de datos con tamaños de osos actuales ibéricos, no se podría descartar esa posibilidad, ya que a esa edad ya poseen los dientes definitivos. Otra característica que presentan es que sus crestas sagitales no están muy desarrolladas. Además de este tamaño infantil, se observa que estos cráneos son más globulosos que los de los adultos, siendo este un rasgo neoténico. Es más exagerado en el cráneo 1, y además su cresta sagital es prácticamente inexistente.

Los cráneos fósiles que he medido entran dentro del rango de las poblaciones de grizzlies.

De la colección de Couturier, los osos de Pirineos quedan fuera del rango de las hembras grizzlies adultas y uno de los franceses, sin embargo los del Cáucaso y uno de Francia sí que entran. Estas diferencias se pueden deberse a diferentes edades, o a diferencias propias de la población.



En cuanto a los machos ibéricos la variación no es tan grande y entra dentro de la de los grizzlies, incluso para el actual que estaría en el límite inferior. A diferencia de los cráneos de hembra actuales, este cráneo no presenta rasgos neoténicos, y en vida se consideró un macho grande con respecto a la población cantábrica. Que su tamaño esté en el límite inferior con respecto a los fósiles ibéricos, puede ser un indicativo del menor tamaño de los osos cantábricos actuales.

En la gráfica se observa que los machos grizzlies consiguen su longitud definitiva a los 12 años, mientras que se consideran adultos a partir de los 7.

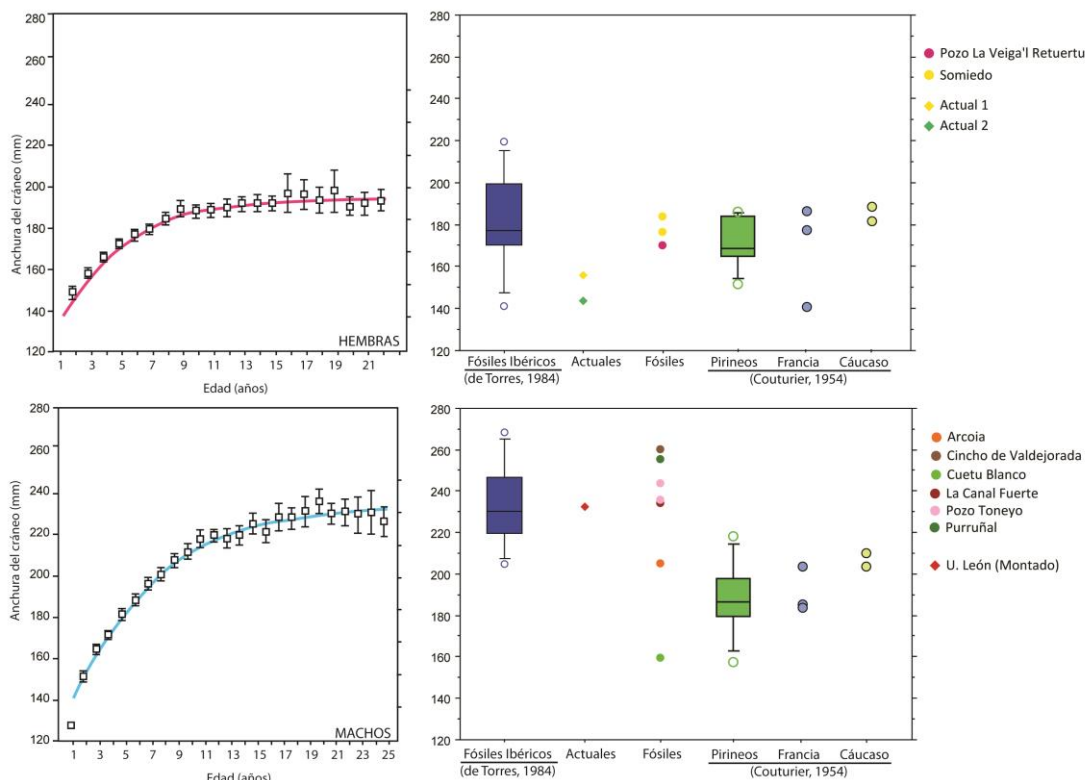


Figura 11. Longitud del cráneo de grizzlies actuales (Mowat & Heard, 2006) frente a nuestros datos, los ibéricos de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) y los de distintas poblaciones de osos europeos (Couturier, 1954).

Si atendemos a la anchura del cráneo, lo que correspondería con la anchura de los zigomáticos, vemos que en las hembras ibéricas hay un rango mucho más grande que en las hembras Grizzlies, igual que sucedía con la longitud. Como ya se ha comentado puede tener relación con las diferentes edades o las diferentes cronologías. Es a partir de los 8 años cuando se alcanza el tamaño definitivo, por lo que aun pareciendo adultos, algunos cráneos todavía podrían haber alcanzado un mayor tamaño. Para esta medida nos encontramos con que algunas hembras del conjunto ibérico alcanzaron un tamaño mayor que el de las hembras Grizzlies actuales. Los dos cráneos actuales, por su ancho, se podrían comparar con oseznas de 2-3 años. Los fósiles que he medido, a diferencia de para la longitud, para la anchura estarían



por debajo de la media de grizzlies. Lo que tendríamos aquí sería entonces hembras con el cráneo igual de largo pero más estrecho.

En cuanto a los machos, en la muestra ibérica la variabilidad es grande pero menor que en hembras, y sobrepasa con creces los valores máximos de machos grizzlies. Con los fósiles que yo he medido sucede lo mismo, y el actual se encuentra prácticamente en la media de los grizzlies. Es decir, con respecto a la forma de los grizziles, su cráneo sería más ancho y más corto.

El cráneo de Cuetu Blanco, por la fusión de sus huesos (Weinstock, 2009) y la erupción de sus dientes, se trata de un juvenil de 1 año (*cita a donde se calcula*). Se observa que su anchura es menor que la de los adultos y coincide con la de los grizzlies de 2-3 años. Lo que vemos aquí es que los machos ibéricos tendrían los cráneos igual de largos pero más anchos. Los grizzlies alcanzan a los 14 años el ancho definitivo, o incluso más mayores.

### I.2.2. Maxila

(1) Ancho máximo de la maxila; (2) ancho mínimo de la maxila; (3) ancho de la maxila a la altura de los caninos; (4) ancho de la maxila entre los  $M^2$ ; (5) longitud desde la parte anterior del canino hasta la posterior del  $M^2$ ; (6) longitud desde la parte posterior del canino a la posterior del  $M^2$ ; (7) longitud  $P^4 - M^2$ ; (8) longitud de los molares; (9) longitud del diastema; (10) diámetro transversal del canino medido en la base del esmalte de la corona.

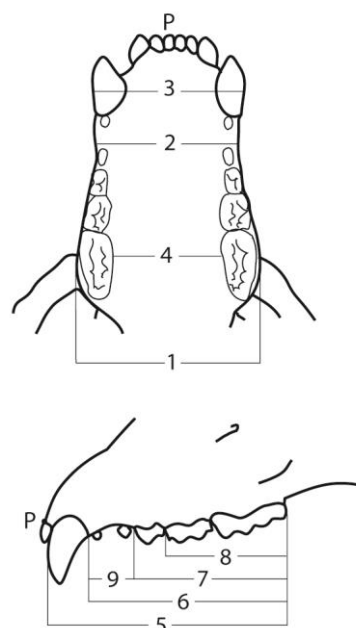


Figura 12. Medidas tomadas en la maxila

NMI: 14 fósiles + 3 actuales

Tabla 5. Medidas de la maxila de *U. arctos* (1ª parte)

Cueva	Sexo	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
AR	♂?	D	ARLU-38	84,63	57,38	77,33	46,37	131,61	103,23	72,02	56,78
AR	♂?	S	ARLU-38	84,63	57,38	77,33	46,37	133,07	104,34	73,52	57,38
CB	♂	D	CB-010	86,41	54,91	-	41,84	-	101,43	83,53	67,60
CB	♂	S	CB-010	86,41	54,91	-	41,84	-	101,57	83,55	68,01
CF	♂	D	LCF-001-1996	99,16	64,17	-	59,96	131,66	106,54	75,17	60,18
CF	♂	S	LCF-001-1996	99,16	64,17	-	59,96	132,73	109,48	74,68	60,13

CF		S	LCF-169	-	-	-	-	123,72	104,16	66,85	53,21
CV	♂	D	CCV-000	96,08	73,77	95,41	54,89	135,91	109,12	78,79	62,61
CV	♂	S	CCV-000	96,08	73,77	95,41	54,89	135,69	106,54	78,72	61,15
GP	♀	D	GP-2	83,96	55,98	-	47,70	-	103,79	68,75	55,37
GP	♀	S	GP-2	83,96	55,98	-	47,70	-	104,63	69,05	56,54
PC	♂?	D	CGCH-015	86,40	62,13	-	47,73	-	106,05	73,33	61,86
PC	♂?	S	CGCH-016	86,40	62,13	-	47,73	-	104,40	76,08	60,66
PP	♀	D	SIPA-16	-	-	-	-	124,75	110,46	67,96	53,26
PP	♀	D	SIPA-56	-	-	-	-	127,44	104,28	74,98	60,20
RT	♂	D	RT-001	96,66	67,40	92,95	56,23	138,04	110,61	76,52	59,12
RT	♂	S	RT-001	96,66	67,40	92,95	56,23	137,63	109,68	75,75	58,28
RT	♂	D	RT-002	87,80	64,05	85,74	50,19	130,89	105,60	73,68	58,80
RT	♂	S	RT-002	87,80	64,05	85,74	50,19	130,62	105,05	73,86	59,63
SO	♀	D	SH5-97-N20-2	78,10	53,49	70,48	43,32	123,78	101,78	67,95	54,62
SO	♀	S	SH5-97-N20-2	78,10	53,49	70,48	43,32	122,87	103,18	68,32	54,02
SO	♀	D	SH5-98-U30-001	78,50	53,19	69,10	41,29	118,14	96,10	69,95	56,86
SO	♀	S	SH5-98-U30-001	78,50	53,19	69,10	41,29	118,38	96,19	70,55	56,74
VR	♀	D	PVR-012	80,82	51,14	68,24	44,75	114,75	95,88	68,34	54,85
VR	♀	S	PVR-012	80,82	51,14	68,24	44,75	116,59	96,50	69,25	55,23
AC1	♀	D	Cráneo 001	73,61	44,93	58,84	42,70	102,59	85,74	63,24	49,31
AC1	♀	S	Cráneo 001	73,61	44,93	58,84	42,70	103,95	86,73	62,57	49,54
AC2	♀	D	Cráneo 002	70,47	44,22	57,09	40,71	105,52	86,10	57,62	46,56
AC2	♀	S	Cráneo 002	70,47	44,22	57,09	40,71	106,09	85,29	58,81	47,03
LE1	♂	D		91,80	64,73	79,88	55,57	123,45	100,48	64,11	50,80
LE1	♂	S		91,80	64,73	79,88	55,57	123,45	102,38	65,96	52,76

Tabla 6. Medidas de la maxila de *U. arctos* (2ª parte)

Cueva	Sexo	Lado	Sigla	9	10
AR	♂?	D	ARLU-38	19,20	14,02
AR	♂?	S	ARLU-38	17,45	14,36
CB	♂	D	CB-010	6,54	18,20
CB	♂	S	CB-010	6,13	-
CF	♂	D	LCF-001-1996	16,01	17,91
CF	♂	S	LCF-001-1996	13,40	18,00
CF		S	LCF-169	-	12,15
CV	♂	D	CCV-000	13,22	16,05
CV	♂	S	CCV-000	11,42	16,49
GP	♀	D	GP-2	21,82	-
GP	♀	S	GP-2	22,15	-
PC	♂?	D	CGCH-015	-	-
PC	♂?	S	CGCH-016	-	-
PP	♀	D	SIPA-16	-	13,25
PP	♀	D	SIPA-56	14,28	13,31
RT	♂	D	RT-001	-	20,25
RT	♂	S	RT-001	16,66	18,22
RT	♂	D	RT-002	-	14,48
RT	♂	S	RT-002	16,88	15,81
SO	♀	D	SH5-97-N20-2	20,10	-
SO	♀	S	SH5-97-N20-2	20,59	-
SO	♀	D	SH5-98-U30-001	13,38	13,43
SO	♀	S	SH5-98-U30-001	9,81	13,70
VR	♀	D	PVR-012	14,02	-
VR	♀	S	PVR-012	-	13,18
AC1	♀	D	Cráneo 001	19,91	12,22
AC1	♀	S	Cráneo 001	19,17	12,25
AC2	♀	D	Cráneo 002	20,58	10,98
AC2	♀	S	Cráneo 002	20,21	11,04
LE1	♂	D		18,65	16,39
LE1	♂	S		16,38	16,40

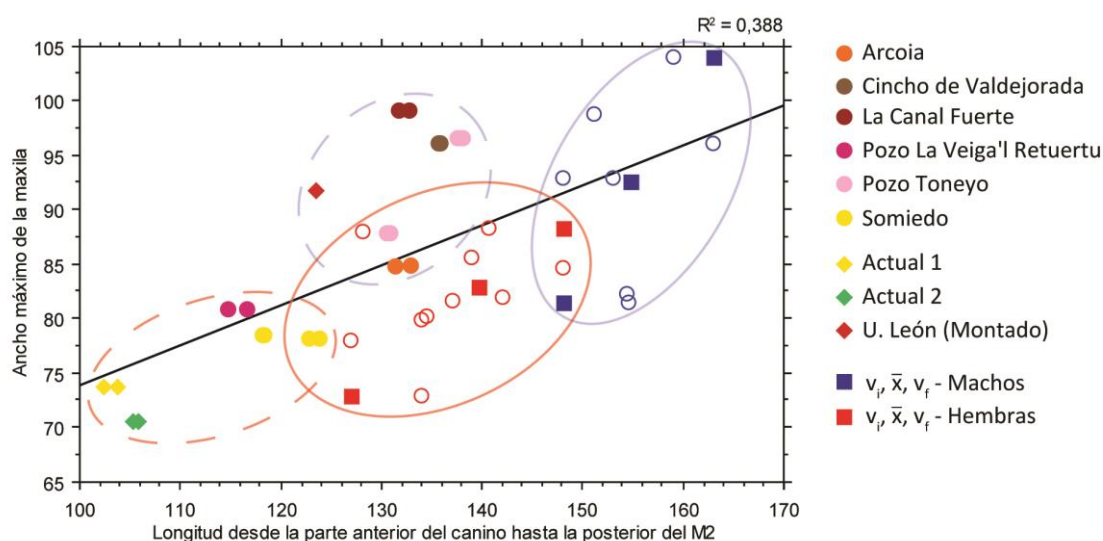


Figura 13. Gráfica bivariada de la longitud total del cráneo frente a la anchura mínima de la maxila.

Se puede observar que aquí existe un error sistemático, puesto que las medidas de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) de osos fósiles ibéricos se encuentran desplazadas a la derecha en cuanto a la longitud de la maxila. Esto se puede deber a que las medidas no sean equivalentes. Lo que aquí parece que ocurre es que de Torres Pérez-Hidalgo (1984) mide todo el dentario y Tsoukala & Grandal-d'Anglade (2002) indican que se mida hasta la parte anterior del canino. En círculos con líneas discontinuas se han englobado los machos y hembras medidos en este trabajo, y como se puede observar se separan ambos sexos. Según esto, los machos tendrían hocicos más grandes, pero en proporción más anchos.

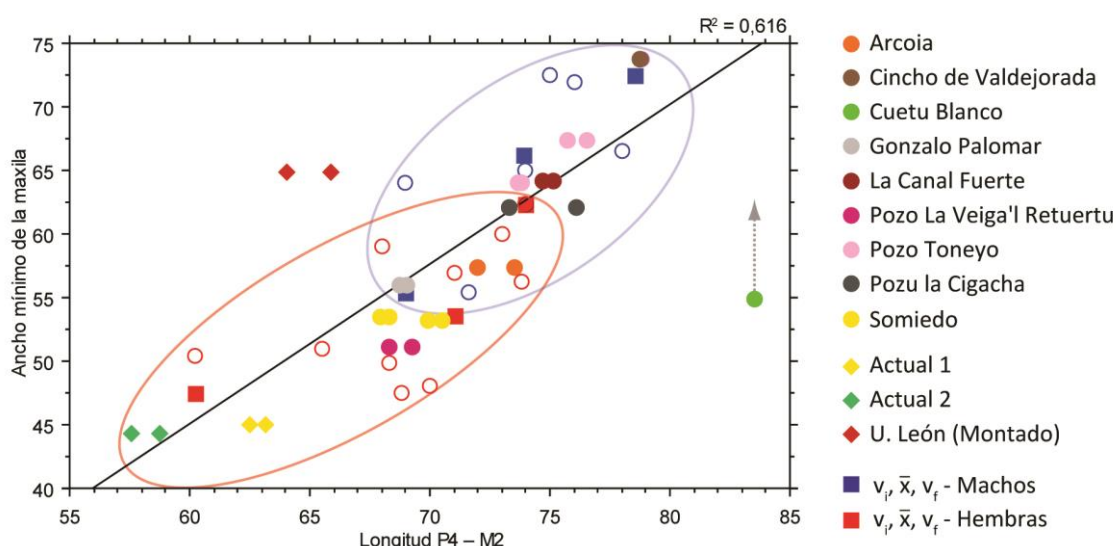


Figura 14. Gráfica bivariada de la longitud P4-M² frente al ancho mínimo de la maxila.

Cuetu Blanco al ser juvenil, se excluyó del análisis porque su cráneo todavía se encontraba en crecimiento, pero sí se incluyó a posteriori en la gráfica. Se observa que tiene

una longitud de molares muy grande. Pozu La Cigacha se coloca junto a los machos, aunque bien podría tratarse de una hembra grande, ya que no posee caninos para poder sexar de forma más segura. El cráneo de Arcoia cae en la zona en la que se superponen machos y hembras.

Las distribuciones de macho y hembra se superponen bastante. Parece que los osos pardos actuales tanto machos como hembras, tienen un hocico más corto, aun teniendo el mismo ancho que otros hocicos más largos.

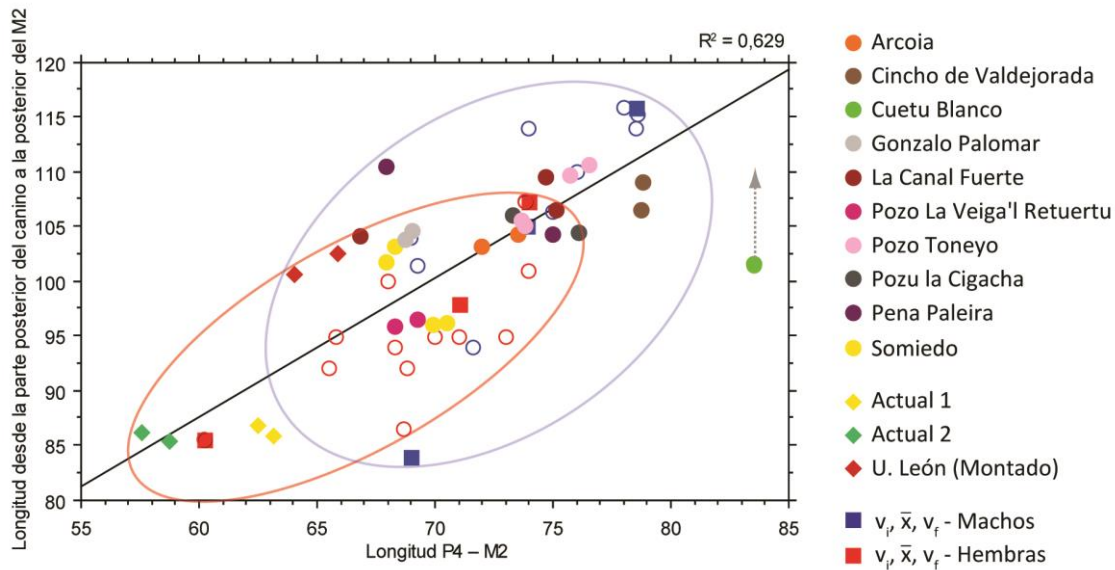


Figura 15. Longitud de la parte posterior del canino a la posterior del M<sup>2</sup> frente a la Longitud P<sup>4</sup>-M<sup>2</sup>.

Se ha hecho esta gráfica para poder incluir a incluir Pena Paleira. Se puede observar que las distribuciones de machos y hembras se superponen mucho, por lo que no es un buen indicador del sexo. Para estos valores, Arcoia cae en el medio de la distribución de machos. Hay dos maxilas en Pena Paleira: SIPA-16 queda fuera de las hembras, pero por el diámetro del canino se podría decir que sí que lo es. SIPA-56 también tiene canino de hembra. No es informativo puesto que el diastema no aumenta en proporción al tamaño de los molares, si no que por el contrario, en proporción, los machos tienen diastemas más pequeños que las hembras (Grandal-d'Anglade, 1993). El diastema no es un carácter que dependa del tamaño del individuo, ni por lo tanto del dimorfismo sexual, y es por eso que al ser tan variable no se ajusta a una recta.

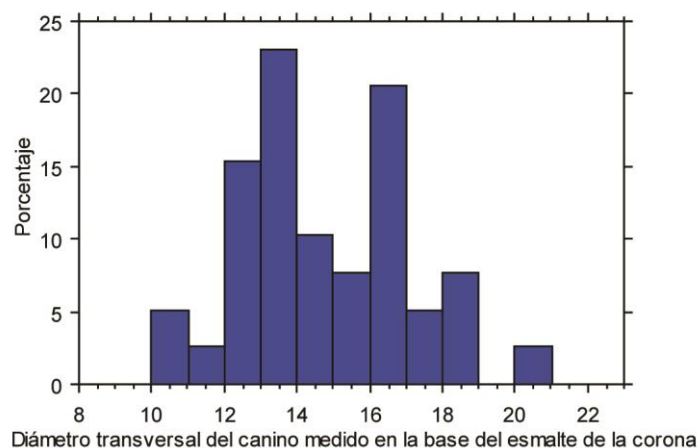


Figura 16. Histograma del diámetro transversal del canino superior medido en la base del esmalte de la corona.

Se observan una distribución bimodal, como cabría esperar. La primera moda corresponde a las hembras y la segunda a los machos.

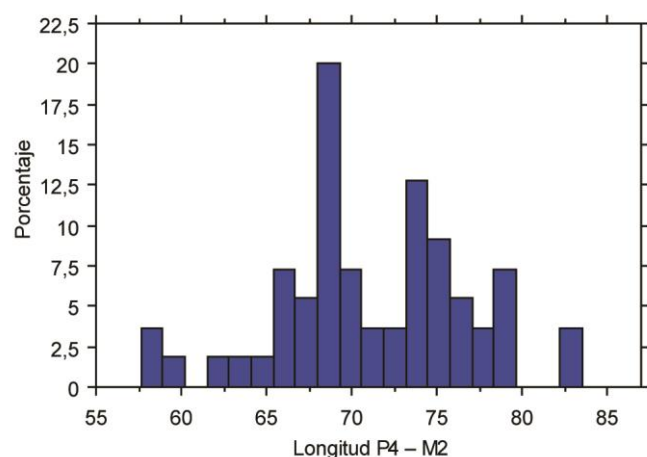


Figura 17. Histograma de la longitud  $P^4-M^2$ .

Se observa una distribución bimodal, siendo la primera, la que en teoría correspondería a las hembras. Observando los valores máximos y mínimos para osos ibéricos de de Torres Pérez-Hidalgo (1984), se ve que aunque mínimamente, estos se superponen entorno a los 74 mm, que no coincide con la moda de las hembras, con lo cual no estaríamos ante un artefacto, sin embargo, la otra moda, la que se podría atribuir a machos, sí que se encuentra en este límite entre sexos.

### I. 2.3. Cráneo y Maxila

Además de analizarlos por separado, se han analizado la maxila y el cráneo para poder observar la forma global del cráneo y el hocico. Cuetu Blanco no se ha incluido en el cálculo de la recta por tratarse de un subadulto, pero sí se ha metido en la gráfica a posteriori.

#### Factor Analysis Summary

Row exclusion: craneo oso pardo

Number of Variables	6
Est. Number of Factors	3
Number of Factors	3
Number of Cases	11
Number Missing	3
Degrees of Freedom	20
Bartlett's Chi Square	153,278
P-Value	<,0001

Factor Extraction Method: Principal Components

Extraction Rule: User Specified

Transformation Method: Orthotran/Varimax

#### Eigenvalues

Row exclusion: craneo oso pardo

	Magnitude	Variance Prop.
Value 1	5,327	,888
Value 2	,412	,069
Value 3	,190	,032

#### Unrotated Factors

Row exclusion: craneo oso pardo

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
LA-P	,975	-,215	-,032
LI-P	,932	-,276	-,226
DTproc	,989	-,050	-,013
DTEc-Ec	,963	-,075	,197
HCr-max	,842	,500	-,197
Dtmx max	,945	,178	,244

- 0
- Hembra
- Hembra?
- ◆ Macho
- ▽ Macho?

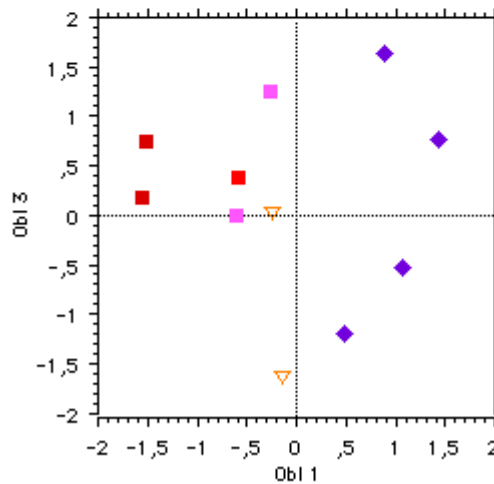
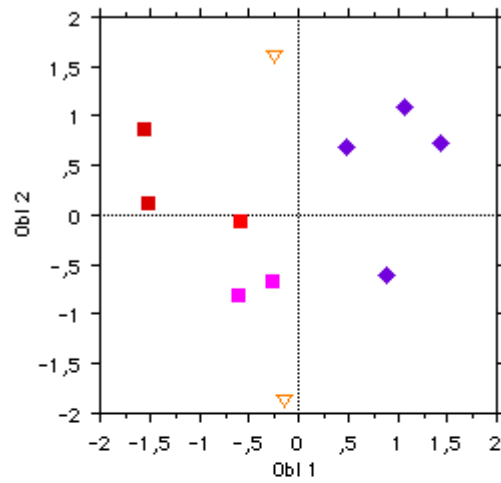


Figura 18. Componentes principales

Sirve para comprobar si la forma de cráneos de machos es diferente a las de hembras. Visualmente parecen más estrechos los de hembras. **completar**

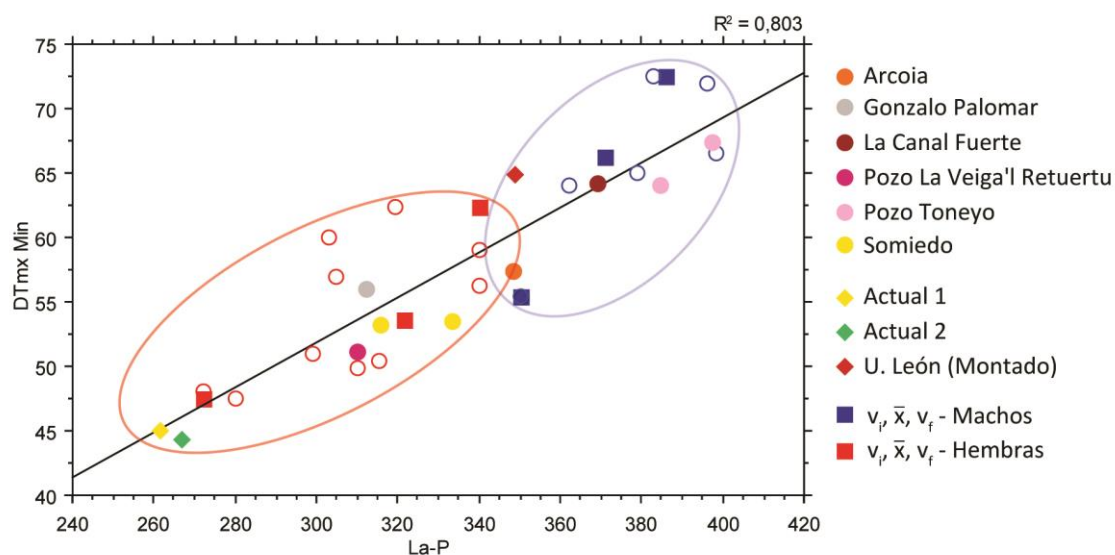


Figura 19. Gráfica bivariada de la longitud total frente al ancho mínimo de la maxila.

Se separan muy bien machos y hembras. Arcoia sigue situándose entre el límite inferior de los machos y el superior de las hembras.

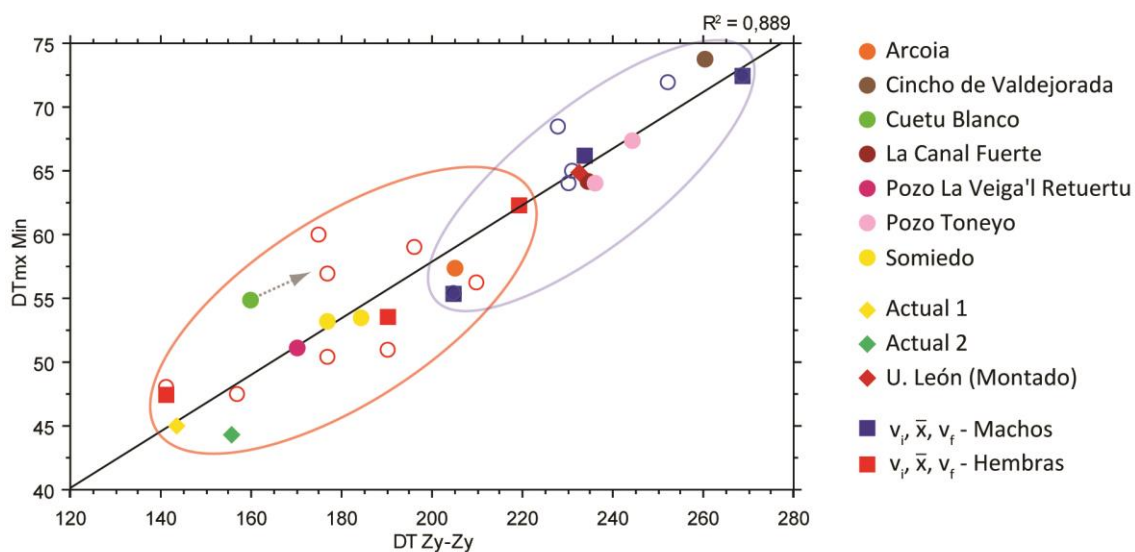


Figura 20. Gráfica bivariada del ancho de los arcos zigomáticos frente al ancho mínimo de la maxila.

No se observa nada destacable, salvo que Arcoia y el valor mínimo de machos caen dentro de las hembras. Cuetu Blanco se añadió después de calcular la recta porque al ser juvenil todavía está en crecimiento, y de hecho se sitúa dentro de la variabilidad de las hembras.

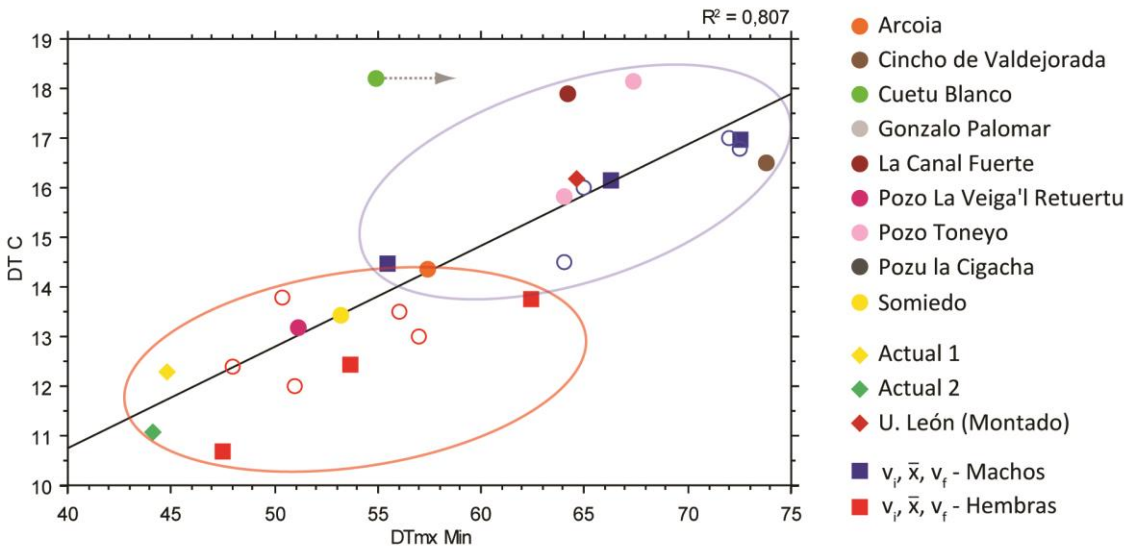


Figura 21. Gráfica bivariada del ancho mínimo de la maxila frente al diámetro transversal del canino.

El diámetro del canino es la mejor medida para diferenciar sexos, por lo que se pueden separar bien a los individuos. Pasa lo mismo con Cuetu Blanco que se añadió después del cálculo de la recta, que según el diámetro del canino es un macho grande, pero sin embargo está lejos de su tamaño definitivo.

I.2.4. Primer incisivo superior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

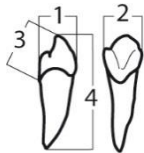


Figura 22. Medidas tomadas en el primer incisivo superior

NMI: 1 fósil + 3 actuales

Tabla 7. Medidas del primer incisivo superior de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
SO	S	SH5-97-AO34-074	6,64	6,26	7,53	-
LE1	D		8,21	5,14	6,99	-
LE1	S		8,17	5,16	6,97	-
QU	D		6,90	6,00		-
QU	S		6,70	6,10		-
PI	D	MZB 82-7005	7,42	6,09	7,59	-
PI	S	MZB 82-7005	6,87	6,09	7,63	-



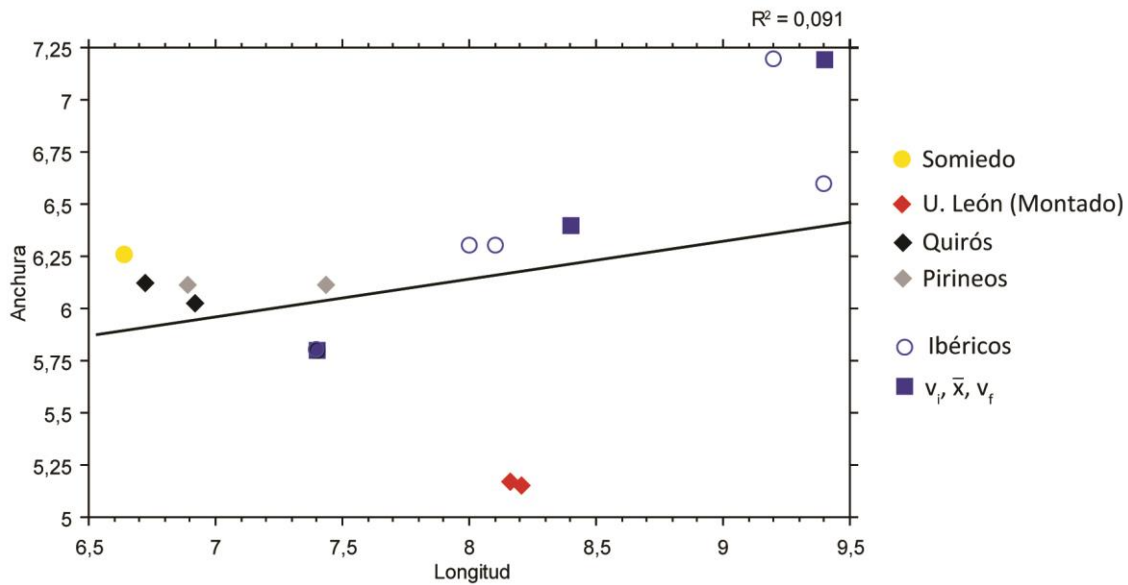


Figura 23. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del primer incisivo superior.

Los datos son escasos y no se ajustan muy bien a una recta. El primer incisivo no es informativo. Parece que las medias de este trabajo difieren de las de de Torres Pérez-Hidalgo (1984), quizás por una diferencia en la toma de muestras.

### 1.2.5. Segundo incisivo superior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

NMI: 7 fósiles + 3 actuales

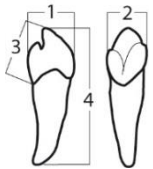


Figura 24. Medidas tomadas en el segundo incisivo superior

Tabla 8. Medidas del segundo incisivo superior de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
PC	S	CGLL-010	10,18	7,79	10,84	28,07
PP	S	SIPA-138	9,39	7,93	10,01	25,28
SO	D	SH5-98-S28-030	8,46	7,24	8,41	21,2
SO	D	SH5-97-T30-2	7,21	6,08	6,91	21,2
SO	S	SH5-98-S28-014	10,62	8,24	9,49	27,73
SO	S	SH5-98-S29-006	8,78	7,6	9,69	22,73
SO	S	SH5-97-T29-85	9,09	7,54	9,06	23,62
SO	S	SH5-98-S29-015	8,86	7,22	8,31	26,97
SO	S	SH5-98-U30-045	7,68	6,49	8,86	21,17
LE1	D		9,97	6,69	7,22	-
LE1	S		9,95	7,12	7,72	-
QU	D		7,70	7,40		-
QU	S		7,70	6,70		-
PI	D	MZB 82-7005	8,34	7,57	9,41	-
PI	S	MZB 82-7005	8,62	7,62	9,55	-

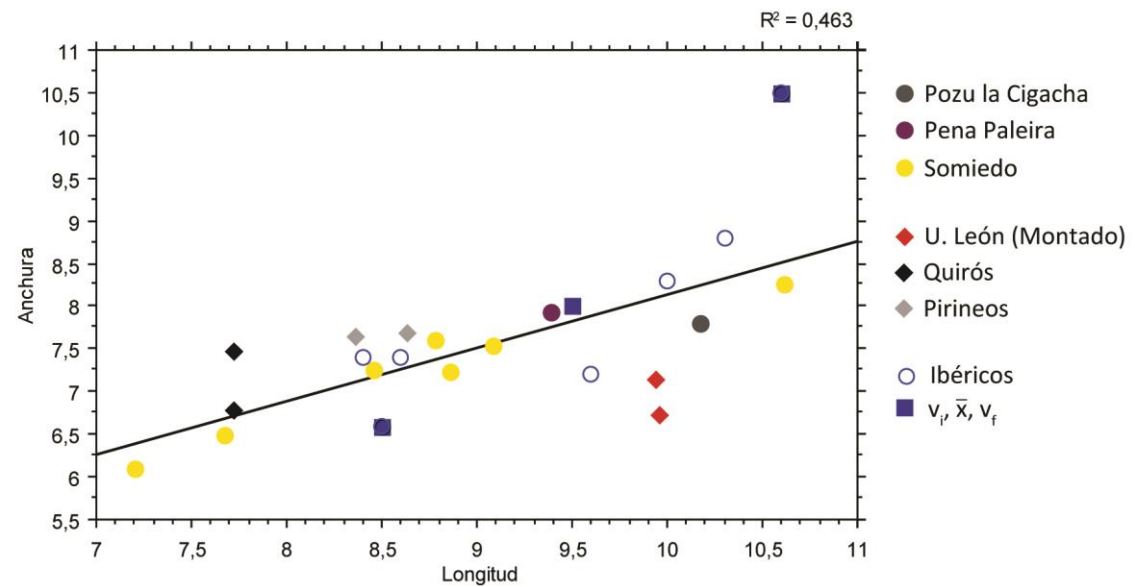
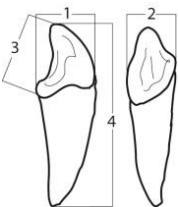


Figura 25. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del segundo incisivo superior.

Al haber más datos parece que se ajustan mejor a una recta ( $R^2=0,463$ ). Como sucedía con el primer incisivo superior, los valores medidos se agrupan con los ibéricos, salvo algunos incisivos de Somiedo y el oso de Quirós.

I.2.6. Tercer incisivo superior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total



NMI: 17 fósiles + 3 actuales

Figura 26. Medidas tomadas en el tercer incisivo superior

Tabla 9. Medidas del tercer incisivo superior de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
PC	S	CGLL-002	11,81	11,63	18,34	42,54
PU	S	Pur-Lu-44	12,15	11,62	18,30	
PU	D	Pur-Lu-45	12,87	12,03	19,00	42,92
PP	D	SIPA-18	12,16	11,11	18,10	38,76
PP	D	SIPA-56	12,91	10,24	15,95	
PP	S	SIPA-139	12,59	10,70	19,04	41,86
SO	D	SH5-98-U30-001	13,45	10,09	17,01	34,30
SO	S	SH5-98-U30-001	12,47	9,49	16,61	
SO	D	SH5-98-S28-013	13,16	11,22	17,37	41,06
SO	S	SH5-98-S28-024	13,81	11,51	18,42	42,26
SO	S	SH5-98-U30-033	11,50	8,18	16,42	
LE1	D		12,33	9,74	12,52	
LE1	S		11,20	9,64	12,97	

QU	D		10,70	7,50	
QU	S		9,50	7,70	
PI	S	MZB 82-7005	12,63	8,55	15,48

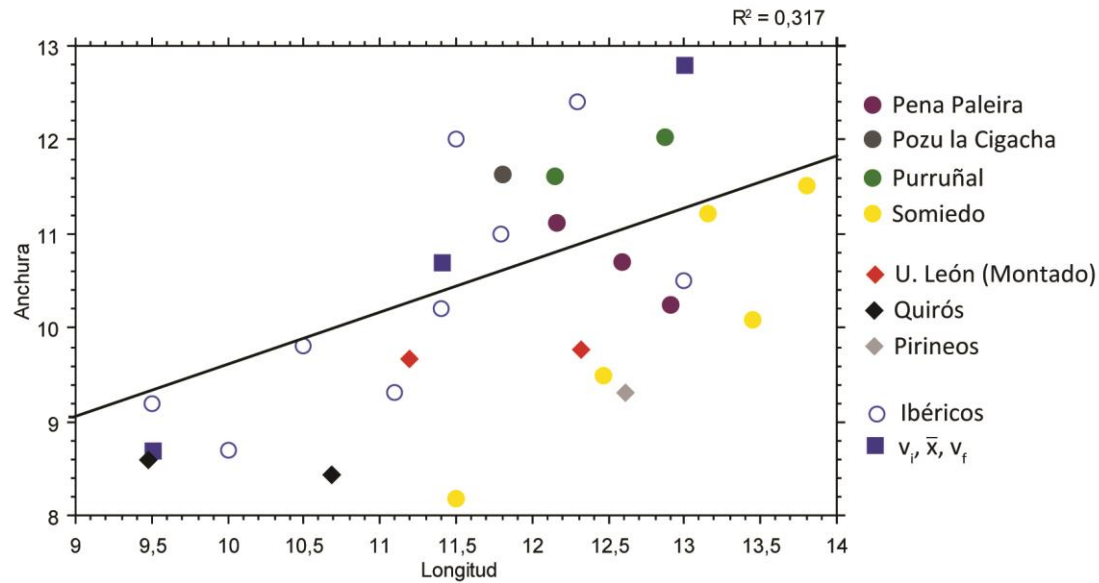


Figura 27. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del tercer incisivo superior.

Aunque hay bastantes datos, no se ajustan demasiado a una recta. En general, para el  $i^3$  sí que se puede decir que se agrupan con los ibéricos de de Torres Pérez-Hidalgo (1984). Los terceros incisivos del oso actual de Quirós se sitúan en el mínimo.

### 1.2.7. Canino superior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

NMI: 21 fósiles + 4 actuales

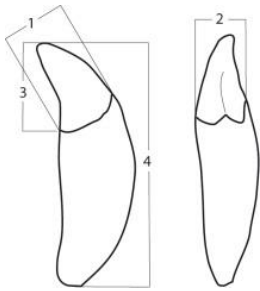
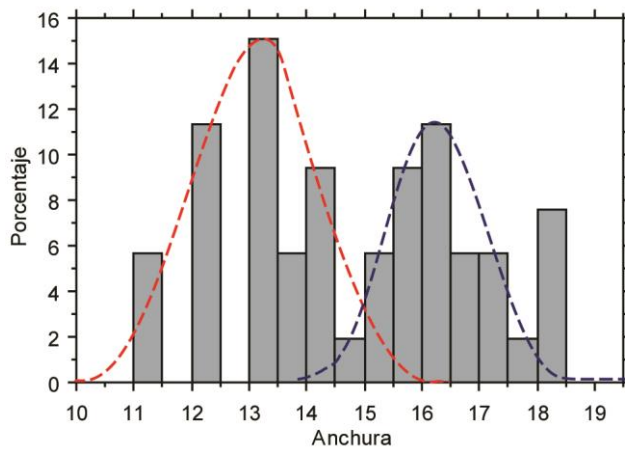


Figura 28. Medidas tomadas en el canino superior

Tabla 10. Medidas de los caninos superiores de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sexo	Sigla	1	2	3	4
AR	D	Macho?	ARLU-38	20,78	14,02	28,58	
AR	S	Macho?	ARLU-38	21,28	14,36	31,82	
CB	S	Macho	CB-010	20,46	18,20		
CF	S	Hembra	LCF-169	17,94	12,15	20,47	
CF	D	Hembra	LCF-170	18,55	12,29	31,11	83,03
CF	D	Macho	LCF-001-1996	23,64	17,91	37,68	
CF	S	Macho	LCF-001-1996	22,81	18,00		
CV	S	Macho	CCV-000	16,49			

CV	D	Macho	CCV-000	20,55	16,57		
CV	D	Macho	CCV-007	18,05	15,31	30,89	93,51
PC	D	Macho	CGLL-003	21,14	16,57	29,90	93,75
PP	D	Hembra	SIPA-16	16,47	13,25	26,00	
PP	D	Hembra	SIPA-56	18,00	13,31	28,18	
PP	S	Macho	SIPA-20	19,37	17,04		
PP	D	Macho	SIPA-134	21,42	15,68	32,47	
PU	D	Macho	PUR-Lu-39	21,78	16,94	32,82	103,21
PU	S	Macho	PUR-Lu-38	21,01	17,01	33,14	100,82
PV	S	Hembra	PVR-012	18,16	13,18	22,53	
PV	D	Hembra	PVR-004	19,06	13,14	29,44	
PV	D	Macho	PVR-016	20,24	15,17	33,56	82,75
PV	S	Macho	PVR-008	22,21	16,42	35,54	81,76
RT	D	Macho	RT-002	19,45	14,48	32,55	
RT	S	Macho	RT-002	20,05	15,81	33,93	
SC	S	Hembra	Ca-Le-2	18,56	12,45	31,85	84,53
SO	D	Hembra	SH5-98-U30-001	18,57	13,43	28,76	
SO	S	Hembra	SH5-98-U30-001	18,49	13,70	24,33	
TA	S	Hembra	TA-110	17,14	13,88		
VA	S	Hembra	VA/87/13E/1	19,48	13,21		
VA	D	Macho	VA87/PROSP/12D/9	21,21	15,54		
VA	S	Hembra	VA/88/16E/159		14,36		
VA	D	Macho	VA88/16E/391	20,06	16,02		
AC1	D	Hembra	Cráneo 001	17,00	12,22	28,55	
AC1	S	Hembra	Cráneo 001	17,53	12,25	27,16	
AC2	D	Hembra	Cráneo 002	14,68	10,98	14,76	
AC2	S	Hembra	Cráneo 002	14,86	11,04	19,64	
LE1	D	Macho		19,60	16,39	28,71	
LE2	S	Macho		19,96	16,04	30,66	
QU	D	Macho		15,80	11,00	15,80	
QU	S	Macho		16,70	10,50	16,70	



**Figura 29. Histograma de la anchura del canino superior.**

Se observa que hay dos modas principales, una para las hembras situada a la izquierda y otra para los machos a la derecha. El diámetro de los caninos, preferiblemente los superiores, son los elementos que nos permiten sexar mejor a los individuos. Como se ve en el histograma, entre 14 y 15 mm es donde está la frontera de sexos.

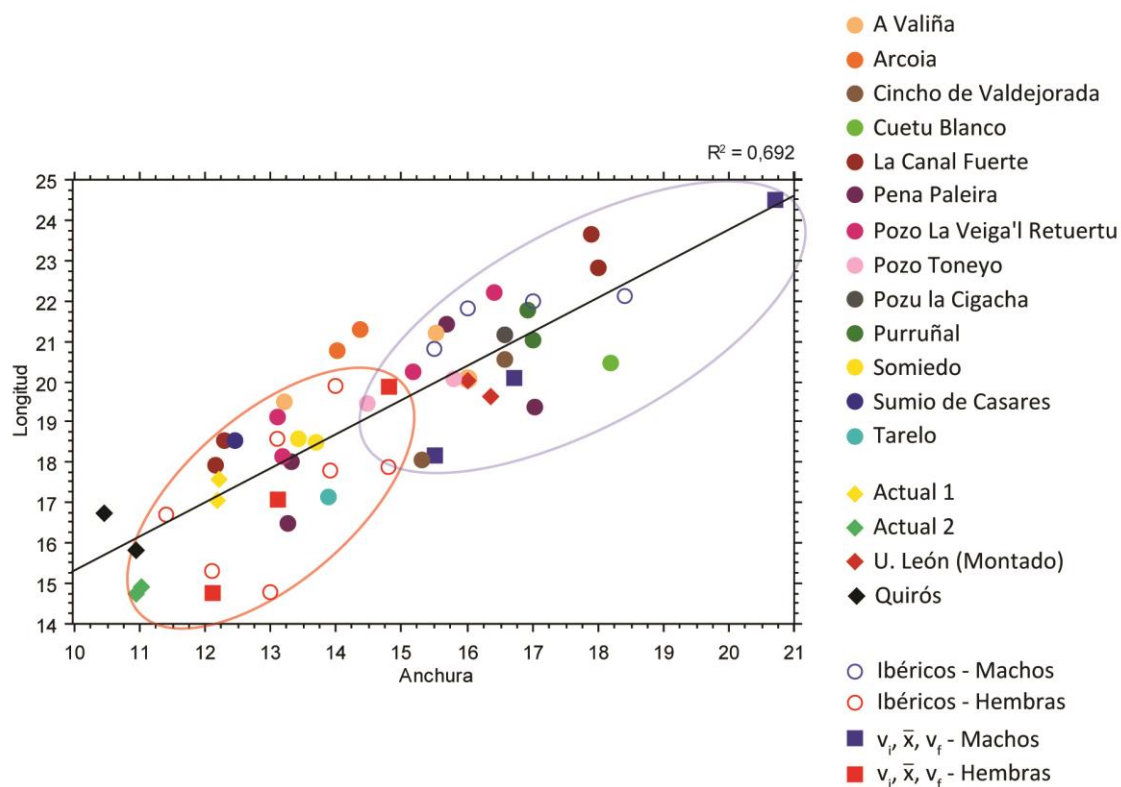


Figura 30. Gráfica bivariada de la anchura frente a la longitud del canino superior.

La anchura sí que es una medida para sexar, sin embargo, se ve que la longitud no lo es tanto ya que hay superposición en los sexos en la zona central de la distribución. Su ajuste a una recta no es malo, pero se ajusta mejor cuando incluimos todos los individuos que cuando los separamos por sexos.

El oso de Quirós tiene un tamaño semejante al de los pertenecientes a los dos cráneos de hembras actuales. Su tamaño es extremadamente pequeño para un macho. Quizás la consanguinidad u otras patologías hayan afectado a su desarrollo de tal forma que su tamaño sea el de una hembra.

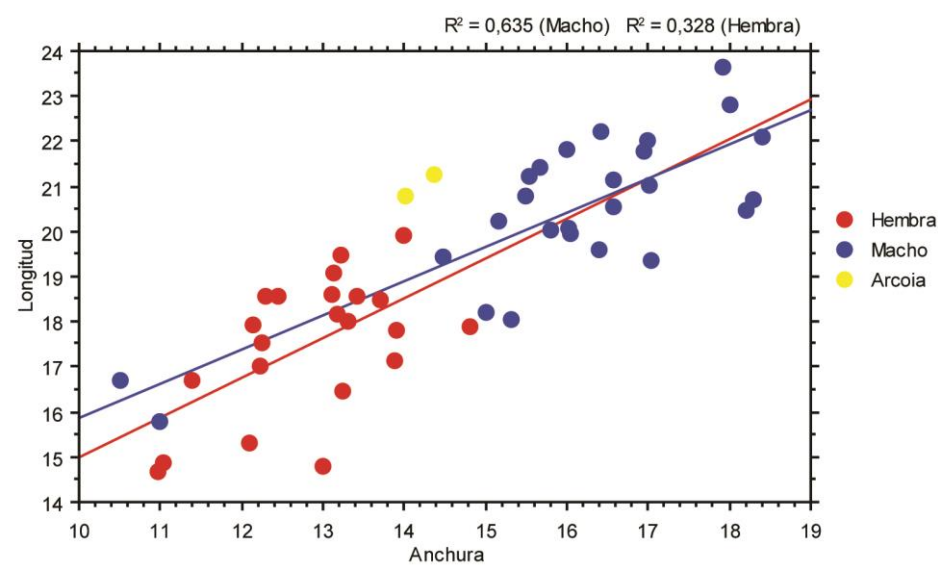
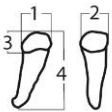


Figura 31. Gráfica bivariada de la anchura frente a la longitud del canino superior con las rectas correspondientes a cada sexo. No se ha tenido en cuenta Arcoia para las rectas.

I.2.8. Primer premolar superior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total



NMI: 2 fósiles + 3 actuales

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
CF	S	LCF-001-1996	6,74	4,93	2,46	
PP	D	SIPA-56	5,28	3,88	2,88	
LE1	D		5,06	4,14	2,96	
QU	D		4,00	3,30		
QU	S		4,80	4,20		
PI	D	MZB 82-7005	5,17	3,46	2,83	
PI	S	MZB 82-7005	4,79	3,51	2,82	

Figura 32. Medidas tomadas en el primer premolar superior.

Figura 33. Medidas de los primeros premolares superiores de *U. arctos*

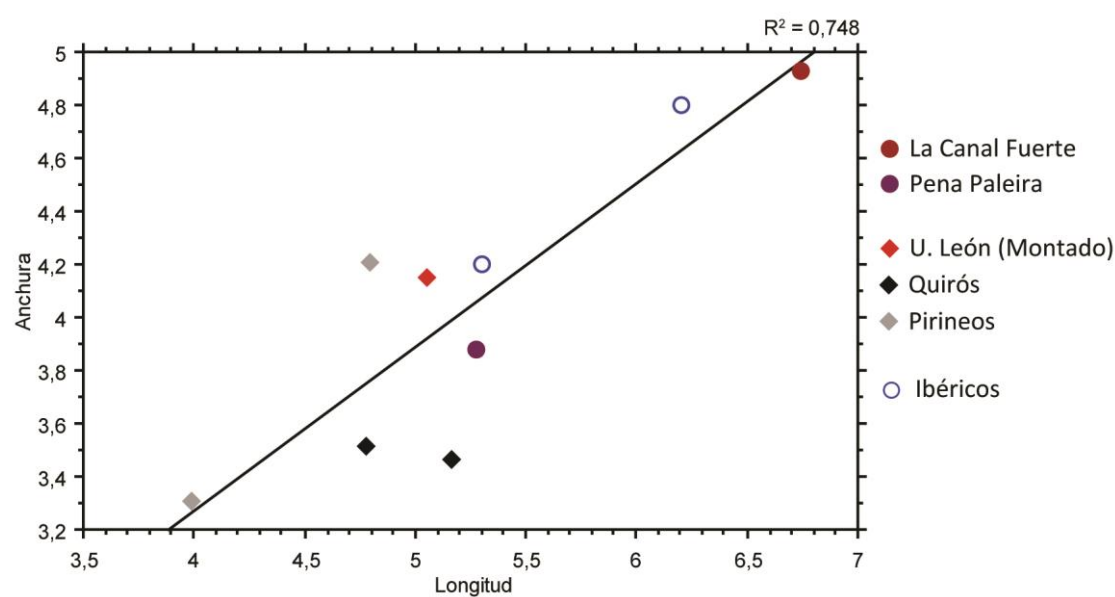


Figura 34. Gráfica bivariada de la longitud frente al a anchura del primer premolar superior.

Los datos son pocos y de la tesis de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) solo hay dos datos, por lo que no hay estadísticos. Se ve que se forman dos grupos, unos de un tamaño mayor que los otros. Los pequeños son de Pena Paleira, perteneciente a una hembra y de los osos actuales (oso montado de la Universidad de León, Quirós y cráneo de Pirineos), mientras que el de talla grande pertenece a un macho de La Canal Fuerte.

I.2.9. Segundo premolar superior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

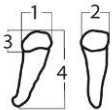


Figura 35. Medidas tomadas en el segundo premolar superior.

NMI: 1 actual

Tabla 11. Medidas del segundo premolar superior de un *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
QU	D		3,90	2,40		
QU	S		4,30	2,50		

### I.2.10. Tercer premolar superior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

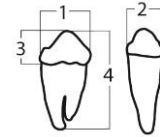


Figura 36..  
Medidas tomadas  
en el tercer  
premolar superior

NMI: 6 fósiles + 3 actuales

Tabla 12. Medidas de los terceros premolares superiores de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
AR	D	ARLU-38	5,77	4,75	3,38	14,64
CF	D	LCF-001-1996	6,64	8,09		
CF	S	LCF-001-1996	7,29	6,39		
CF	S	LCF-169	7,07	5,74	4,61	
PP	D	SIPA-16	6,94	5,30	4,95	
PP	D	SIPA-56	6,22	5,19		
SO	D	SH5-98-U30-001	4,97	4,37	2,59	
SO	S	SH5-98-U30-001	6,52	4,86	3,72	
LE1	D		6,87	3,72	3,04	
LE1	S		7,13	4,32	3,41	
QU	D		6,20	5,50		
QU	S		7,30	5,50		
PI	S	MZB 82-7005	5,82	4,34	3,42	

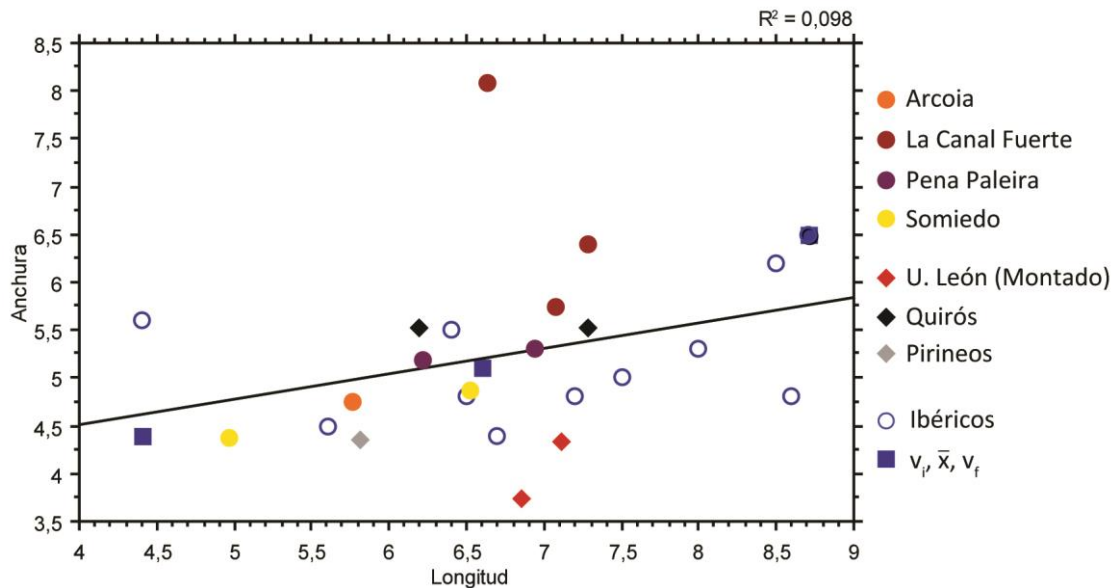


Figura 37. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del tercer molar superior.

Para el tercer premolar se observa variabilidad en cuando a la longitud pero la anchura es “bastante conservadora”, es decir, existe una mayor variación en la longitud y la anchura está más constreñida, lo que es lógico si pensamos que no todas las mandíbulas tienen la misma longitud, pero sí el ancho en esa zona se conserva. Se observa que uno de los premolares pertenecientes a La Canal Fuerte se sale de la distribución, esto es debido a una



mala colocación del premolar ya que estaba girado 90° a la derecha, quizás por algún traumatismo. Sin embargo, si se elimina, el ajuste no mejora mucho más ( $R^2=0,194$ ).

### I.2.11. Cuarto premolar superior:

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura del paracono; (4) altura del metacono; (5) altura del deutocono; (6) longitud paracono-metacono; (7) longitud paracono-deutocono; (8) longitud metacono deutocono

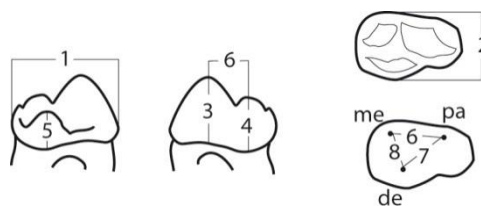


Figura 38. Medidas tomadas en el cuarto premolar superior

NMI: 14 fósiles + 3 actuales

Tabla 13. Medidas de los cuartos premolares superiores de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
AR	D	ARLU-38	16,90	13,62	10,37	8,81	5,29	7,02	7,61	7,26
AR	S	ARLU-38	17,47	13,65	10,43	8,74	7,08	7,54	8,97	8,18
CB	D	CB-010	17,61	14,55	12,38	8,85	8,61	5,36	7,62	6,17
CB	S	CB-010	17,49	14,60	12,41	8,95	8,40	6,03	6,77	6,66
CF	D	LCF-001-1996	15,50	13,31	8,27	7,24	7,72	7,48	8,07	6,75
CF	S	LCF-001-1996	16,31	13,03	9,50	7,40	6,82	6,94	8,52	5,38
CF	S	LCF-169	14,92	11,96	7,22	6,36	7,35	5,67	6,49	5,68
PC	D	CGCH-015	16,70	14,37	11,83	7,37	6,60	5,54	7,85	5,73
PC	S	CGCH-016	17,18	13,92	11,34	5,98	7,00	6,03	8,18	6,15
PP	D	SIPA-16	14,80	12,22	9,29	6,15	4,93	6,14	6,88	5,81
PP	D	SIPA-56	16,20	12,30	6,82	5,55	5,39	6,53	7,17	5,67
PP	S	SIPA-57	16,27	12,92	7,94	4,98	5,41	6,59	7,07	6,29
PP	D	SIPA-135	16,83	12,82	9,01	6,38	6,43	6,25	7,68	6,16
PP	S	SIPA-140	17,57	13,39	9,49	7,52	6,04	6,10	7,46	6,04
PT	D	RT-001	17,43	10,95	8,53	7,02	4,00	6,41	8,65	4,52
PU	S	Pur-Lu-47	16,32	12,80	9,18	6,91	6,32	6,95	8,05	6,97
PU	D	Pur-Lu-48	16,67	12,91	9,09	6,72	6,36	7,21	7,50	5,95
SA	D	SAB-82	17,17	12,33	9,70	7,60	5,81	6,88	9,76	6,54
SO	S	SH5-98-T28-013	15,02	9,45	10,05	6,45	6,60	4,86	7,16	3,83
SO	D	SH5-97-N20-2	15,05	12,17	9,51	6,19	6,99	4,80	6,09	5,64
SO	S	SH5-97-N20-2	15,33	11,81	8,87	7,59	6,90	4,41	7,82	6,51
SO	D	SH5-98-U30-001	14,55	12,37	10,00	8,30	8,48	6,62	8,15	6,70
SO	S	SH5-98-U30-001	14,34	13,12	10,57	8,86	8,22	6,23	7,38	7,42
LE1	D		14,98	13,65	8,00	5,07	4,94	6,87	9,64	6,84
LE1	S		14,10	12,59	8,14	5,35	6,19	6,58	9,22	5,89
QU	D		14,20	11,70						
QU	S		14,90	11,80						
PI	D	MZB 82-7005	14,23	13,21	8,25	7,10	7,15	5,56	6,60	5,52
PI	S	MZB 82-7005	13,15	12,64	8,54	6,47	6,94	5,74	6,61	5,03

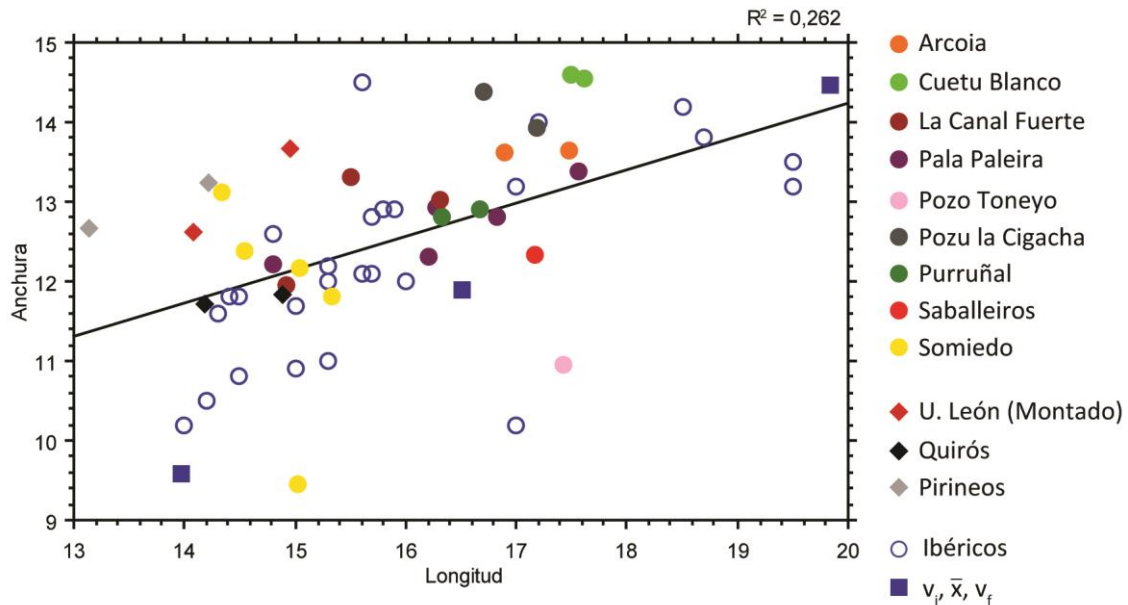


Figura 39. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del cuarto premolar superior.

No parece que el cuarto premolar superior dependa del tamaño del cráneo (el oso montado de la universidad de León y Arcoia tienen la misma longitud, pero Arcoia tiene unos premolares más largos (aunque semejantes en anchura). También se ve que por ejemplo Cuetu Blanco que tenía los caninos grandes, tiene unos premolares prácticamente igual de largos que Arcoia, aunque más anchos. En general los individuos actuales se agrupan en los menores tamaños.

#### I.2.12. Primer molar superior

- (1) Longitud; (2) anchura; (3) longitud anterior (lingual); (4) anchura anterior; (5) anchura posterior; (6) anchura de la constricción; (7) longitud del paracono; (8) longitud del metacono; (9) altura del paracono; (10) altura del metacono; (11) longitud paracono-protocono; (12) longitud paracono-hipocono; (13) longitud protocono-metacono; (14) longitud metacono-hipocono

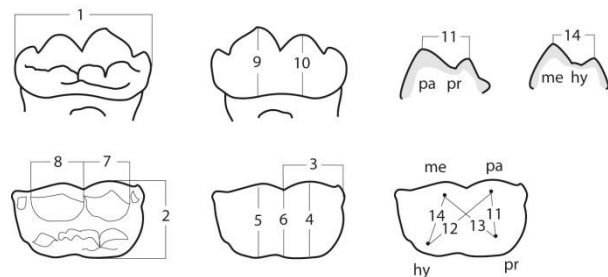


Figura 40. Medidas tomadas en el primer molar superior

NMI: 16 fósiles + 1 actual

Tabla 14. Medidas del primer molar superior de *U. arctos* (1ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
AR	D	ARLU-38	21,99	17,07	10,30	15,70	16,80	15,89	8,24	9,45
AR	S	ARLU-38	21,67	17,23	10,39	15,84	17,16	16,15	8,35	9,45
CB	D	CB-010	25,62	19,46	12,08	18,82	19,28	18,60	10,32	10,17
CB	S	CB-010	25,14	19,81	11,59	19,13	19,82	19,11	10,33	9,97
CF	D	LCF-001-1996	25,05	18,38	12,69	17,31	18,21	17,73	9,10	10,16
CF	S	LCF-001-1996	25,07	18,18	12,21	17,09	18,20	17,00	9,45	9,75
CF	S	LCF-169	22,54	16,48	10,97	15,21	16,46	15,75	8,47	9,34
PC	D	CGCH-015	23,83	18,20	10,22	17,16	18,39	17,24	9,04	9,32
PC	S	CGCH-016	23,56	18,52	10,71	17,20	18,61	17,55	8,92	9,25
PU	D	Pur-Lu-49	22,61	17,23	10,99	16,56	17,26	16,27	9,53	9,41
PT	D	RT-001	23,33	18,29	11,55	17,06	18,69	16,38	8,72	9,11
PT	S	RT-001	23,09	18,12	11,60	16,07	18,24	16,85	8,60	9,04
PP	D	SIPA-16	21,27	15,96	9,86	14,99	15,98	17,71	8,88	8,07
PP	D	SIPA-56	23,26	16,43	11,91	15,90	16,71	16,12	7,98	8,08
PP	S	SIPA-33	25,21	17,87	13,64	16,45	17,84	16,06	10,75	10,99
PP	D	SIPA-136	23,85	17,71	10,99	16,04	17,66	16,55	9,35	9,47
PP	S	SIPA-141	24,18	17,90	11,21	16,15	17,73	16,77	9,25	9,42
SO	S	SH5-98-T28-013	20,43	15,01	10,96	14,87	14,69	14,86	8,17	8,19
SO	D	SH5-97-N20-2	21,39	16,17	10,96	15,67	15,44	16,61	8,74	8,61
SO	S	SH5-97-N20-2	21,68	15,94	10,95	15,36	14,92	15,42	8,05	8,38
SO	D	SH5-98-U30-001	22,68	16,21	12,22	16,98	15,19	16,35	9,71	9,26
SO	S	SH5-98-U30-001	22,57	16,12	12,10	16,50	14,13	15,51	10,08	9,48
SO	D	SH5-97-AO34-39	21,19	15,08	11,48	14,99	13,85	13,87	7,39	7,59
SO	S	SH5-97-AO34-36	20,79	14,68	10,76	15,19	13,55	13,76	7,99	8,49
TA	S	TA-196	22,02	17,92	10,85	17,51	17,29	17,58	9,67	9,24
LE1	D		23,11	17,25	10,46	16,37	17,27	16,58	9,49	9,17
LE1	S		22,98	17,25	11,54	16,43	17,28	16,78	9,11	9,04
QU	D		21,85	15,90						
QU	S		21,50	16,20						
PI	D	MZB 82-7005	21,74	15,14	10,04	13,63	15,17	13,96	8,21	8,99

Tabla 15. Medidas del primer molar superior de *U. arctos* (2ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11	12	13	14
AR	D	ARLU-38	7,57	6,89	7,29	13,03	11,29	8,15
AR	S	ARLU-38	7,59	7,95	8,07	13,60	11,03	9,22
CB	D	CB-010	11,18	11,47	9,23	15,08	13,29	9,66
CB	S	CB-010	10,94	10,74	9,75	14,56	13,57	9,88
CF	D	LCF-001-1996	10,10	9,91	8,67	14,88	11,37	9,42
CF	S	LCF-001-1996	9,99	9,37	8,41	15,16	11,58	8,87
CF	S	LCF-169	7,72	8,01	7,07	12,74	9,70	5,99
PC	D	CGCH-015	9,95	10,11	7,42	13,27	11,20	7,12
PC	S	CGCH-016	10,06	9,90	7,14	13,62	11,76	7,59
PU	D	Pur-Lu-49	9,27	9,15	8,75	14,40	12,53	8,80
PT	D	RT-001	8,42	9,09	8,03	12,69	10,31	7,57
PT	S	RT-001	8,93	9,54	7,35	13,53	10,79	7,54
PP	D	SIPA-16	7,76	8,26	7,28	12,15	11,97	8,10
PP	D	SIPA-56	7,42	7,80	8,85	11,73	12,73	9,03
PP	S	SIPA-33	12,45	12,43	8,90	15,47	12,06	8,72
PP	D	SIPA-136	9,51	10,27	7,99	14,75	11,62	8,55
PP	S	SIPA-141	9,54	9,61	8,65	14,32	11,75	8,84
SO	S	SH5-98-T28-013	9,93	9,47	7,27	12,50	10,91	7,76
SO	D	SH5-97-N20-2	8,72	8,20	6,62	12,21	10,76	7,99
SO	S	SH5-97-N20-2	8,08	8,67	7,37	12,88	9,82	8,02
SO	D	SH5-98-U30-001	8,27	8,29	7,19	12,26	12,28	8,65
SO	S	SH5-98-U30-001	8,94	8,26	7,31	13,20	12,76	8,29
SO	D	SH5-97-AO34-39	8,35	9,26	7,91	11,54	11,74	7,48
SO	S	SH5-97-AO34-36	8,10	8,79	7,99	11,32	12,39	6,12
TA	S	TA-196	9,71	9,57	8,04	13,17	11,86	8,56

LE1	D		8,85	7,97	8,95	14,76	13,76	8,92
LE1	S		8,91	8,15	9,03	14,98	12,32	9,03
QU	D							
QU	S							
PI	D	MZB 82-7005	8,29	9,08	7,38	12,12	11,2	7,01

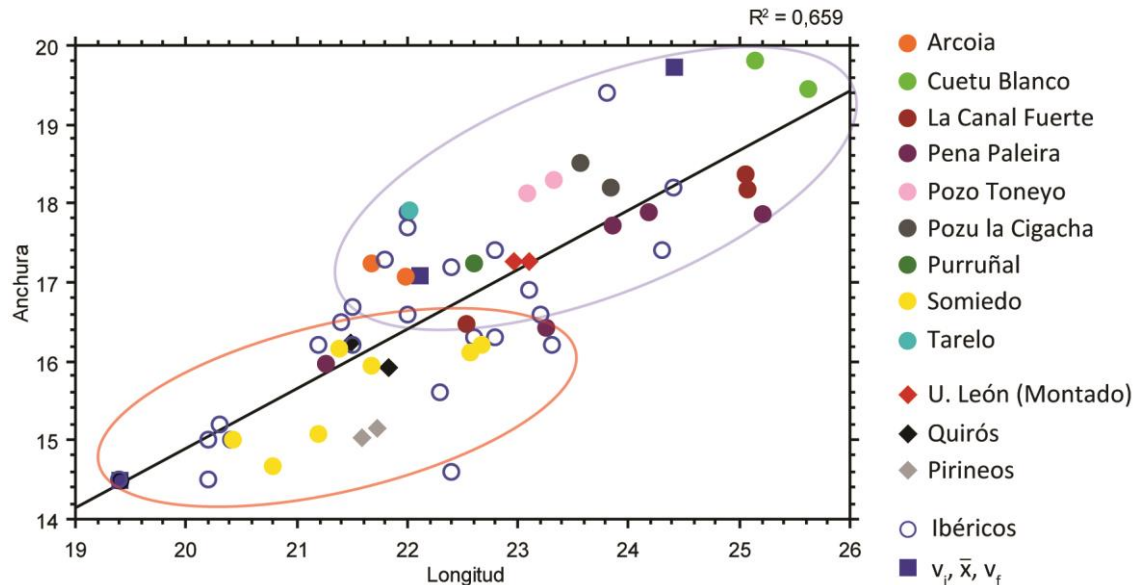


Figura 41. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del primer molar superior.

La longitud frente a la anchura se ajusta bastante bien a una recta. También se observa que los más grandes corresponden a machos y los pequeños a hembras, aunque en el medio de la distribución los sexos se superponen.

Si analizamos pormenorizadamente, vemos que machos ya sexados como Cuetu Blanco, La Canal Fuerte, Pozo Toneyo se sitúan en la parte superior derecha de la gráfica, junto a dos individuos diferentes procedentes de Pena Paleira (uno sexado es el juvenil y es macho, el otro es un germen de molar) y a otro de Pozo La Cigacha, que según esto también sería macho y que no se ha sexado antes de otra forma. En la parte inferior izquierda nos encontramos con primeros molares procedentes de la Sima de los Osos de Somiedo, que serían clasificados como hembras, siendo los más grandes los procedentes de los dos cráneos. En Somiedo, parece que haya al menos 4 individuos adultos, al menos 3 serían hembras, y dudoso el otro individuo. También se situaría un molar de Pena Paleira correspondiente a una hembra en esta zona.

En la zona media de la gráfica nos encontramos al oso macho de Purruñal muy cercano al oso actual de la Universidad de León.

Por el tamaño de otros huesos, en Tarelo parece que solo hay hembras, sin embargo este primer molar superior parece que pudiese pertenecer a un macho. En esta zona media también tenemos a Arcoia, que se ha clasificado anteriormente como macho. Ya en la zona de las hembras aparece una de La Canal Fuerte, otra hembra sexada de Pena Paleira (SIPA-56), varios individuos de La Sima de los Osos de Somiedo y el ejemplar actual de Pirineos, que

también podría ser hembra. No tenemos medidas de los dos cráneos de hembra actual para poder comparar.

El M+1 no parece mala pieza para sexar, aunque en las zonas en las que se superponen las distribuciones puede haber problemas.

### I.2.13. Segundo molar superior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) anchura anterior; (4) anchura posterior (la máxima, detrás de la constricción); (5) anchura de la constricción; (6) longitud del paracono; (7) longitud del metacono; (8) altura del paracono; (9) altura del metacono; (10) longitud paracono-protocono; (11) longitud paracono-hipocono; (12) longitud protocono-metacono; (13) longitud metacono-hipocono

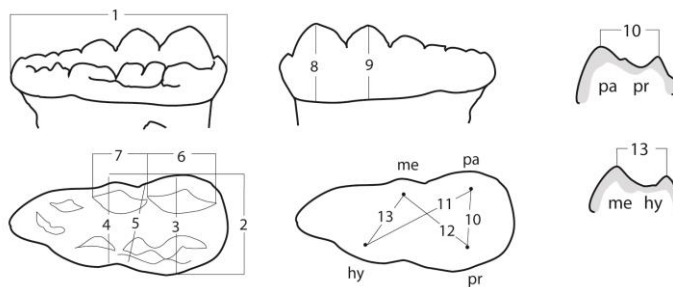


Figura 42. Medidas tomadas en el segundo molar superior

NMI: 16 fósiles + 3 actuales

Tabla 16. Medidas del segundo molar superior de *U. arctos* (2ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
AR	D	ARLU-38	34,99	18,33	17,82	17,61	17,65			7,92
AR	S	ARLU-38	35,27	18,31	18,92	17,59	17,57	11,01	8,36	8,38
CB	D	CB-010	42,38	22,45	22,66	22,09	21,50	12,41	13,29	9,75
CB	S	CB-010	42,41	21,70	21,67	21,06	20,23	12,26	12,20	9,56
CF	D	LCF-001-1996	34,21	20,28	19,97	17,88	18,52	12,28	11,12	8,45
CF	S	LCF-001-1996	36,05	19,80	20,18	19,22	18,55	11,49	10,69	8,85
CF	D	LCF-148	32,56	17,53	17,40	17,37	17,18	9,71	9,08	6,91
CF	S	LCF-169	32,97	17,74	17,20	17,50	17,17	9,96	10,18	6,96
PC	D	CGCH-015	36,58	19,52	19,50	18,78	18,89	9,71	10,07	8,72
PC	S	CGCH-016	36,14	19,32	19,25	19,02	18,56	9,88	9,97	9,11
PP	D	SIPA-16	31,10	17,02	16,42	16,59	16,73	7,42	5,43	7,43
PP	D	SIPA-56	39,19	18,68	18,73	18,94	17,87	11,61	8,31	7,52
PP	D	SIPA-137	36,93	20,21	19,65	19,40	19,63	11,78	10,03	8,19
PP	S	SIPA-142	36,97	20,52	20,51	19,93	19,94	11,94	12,11	7,62
PT	D	RT-001	35,07	20,37	20,40	19,38	18,57	11,92	9,68	7,87
PT	S	RT-001	34,19	20,22	20,27	19,52	19,13	11,44	9,94	8,27
PU	D	Pur-Lu-50	34,19	18,81	18,47	18,69	18,54	11,57	10,98	8,67
SC	S	Ca-Le-3	33,02	20,04	19,24	19,29	18,82		5,79	6,16
SO	D	SH5-97-N20-2	32,77	17,88	17,64	18,01	17,50	9,47	10,58	8,61
SO	S	SH5-97-N20-2	33,48	17,84	17,19	17,31	17,05	10,14	10,44	8,22
SO	D	SH5-98-U30-001	33,99	18,37	17,86	18,30	15,19	11,65	9,39	7,86

SO	S	SH5-98-U30-001	34,40	18,89	18,02	18,46	15,14	11,32	9,13	8,45
SO	S	SH5-97-AO34-47		16,85	17,04	15,89	16,43	10,47	8,77	8,18
SO	S	SH5-97-N19-3	35,34	18,33	18,43	17,42	17,78	10,81	9,92	8,66
VA	D	VA88/14D/4.1	42,70	21,87	20,19	21,31	20,69	13,47	11,06	10,69
LE1	D		29,31	18,82	18,74	17,68	17,97	10,90	8,09	6,55
LE1	S		30,29	17,49	18,54	18,11	18,41	10,74	8,13	6,31
QU	D		31,55	16,25						
QU	S		31,50	15,70						
PI	D	MZB 82-7005	30,85	16,87	16,82	16,93	16,64	11,56	8,77	7,81
PI	S	MZB 82-7005	31,25	17,14	16,94	17,01	16,82	9,11	10,16	7,75

Tabla 17. Medidas del segundo molar superior de *U. arctos* (2ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11	12	13
AR	D	ARLU-38	7,97	10,05	8,74	15,90	13,64
AR	S	ARLU-38	8,78	10,16	8,96	15,99	12,97
AA	D	VA88/14D/4.1	10,28	13,36	18,14	16,25	10,70
CB	D	CB-010	9,13	11,36	18,48	13,27	12,08
CB	S	CB-010	9,37	11,78	18,10	14,06	12,00
CF	D	LCF-001-1996	7,98	11,93	16,63	11,44	10,23
CF	S	LCF-001-1996	8,25	10,19	16,64	12,26	9,88
CF	D	LCF-148	7,14	10,56	15,29	11,77	8,84
CF	S	LCF-169	6,79	9,80	14,99	10,94	8,95
PC	D	CGCH-015	9,28	9,47	15,41	13,72	9,64
PC	S	CGCH-016	9,35	10,13	16,17	12,59	9,49
PP	D	SIPA-16	7,89	9,45	16,16	12,17	10,10
PP	D	SIPA-56	6,47	9,17	17,96	11,72	10,69
PP	D	SIPA-137	7,53	11,19	18,22	14,29	10,42
PP	S	SIPA-142	6,83	12,11	18,41	14,88	11,26
PT	D	RT-001	8,38	10,15	14,73	13,45	10,09
PT	S	RT-001	8,28	10,29	15,75	13,78	9,20
PU	D	Pur-Lu-50	8,99	10,14	17,42	13,18	10,92
SC	S	Ca-Le-3	7,36		15,22	13,96	10,71
SO	D	SH5-97-N20-2	9,38	9,48	15,09	12,67	10,26
SO	S	SH5-97-N20-2	9,47	9,41	15,34	12,47	10,10
SO	D	SH5-98-U30-001	7,25	10,35	17,13	12,10	10,21
SO	S	SH5-98-U30-001	7,87	11,36	17,72	13,03	10,70
SO	S	SH5-97-AO34-47	7,50	10,39	15,23	12,82	9,18
SO	S	SH5-97-N19-3	7,27	10,61	16,37	14,39	9,35
LE1	D		6,63	11,35	14,81	12,99	8,43
LE1	S		-	10,56	15,44	13,35	8,66
QU	D						
QU	S						
PI	D	MZB 82-7005	8,24	10,38	14,80	13,40	9,60
PI	S	MZB 82-7005	8,28	9,92	14,85	14,07	9,98

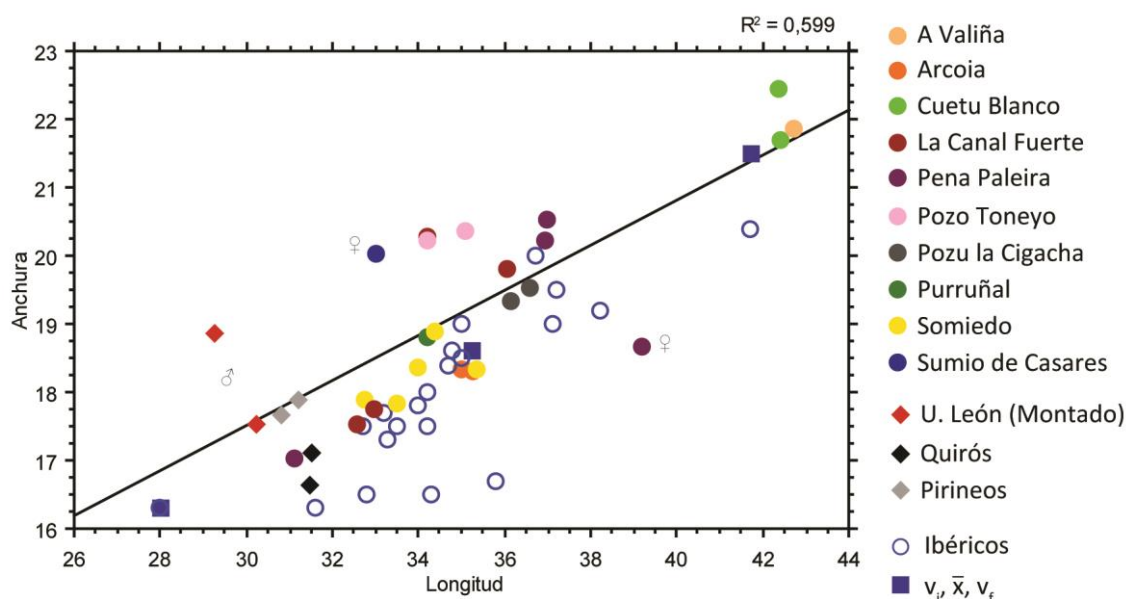
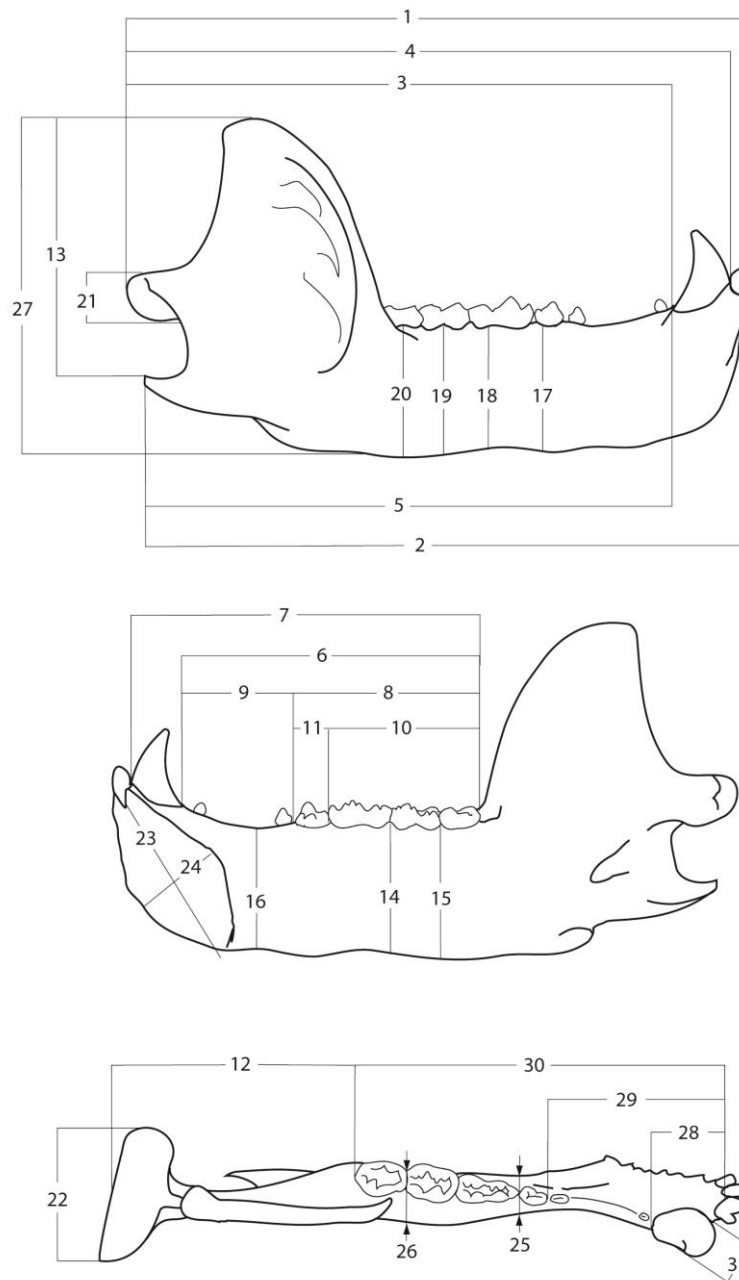


Figura 43. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del segundo molar superior

Se ajusta a una recta, y la mayor parte de valores se concentran en la parte media. En la parte superior derecha nos encontramos a los individuos más grandes, uno de A Valiña y el juvenil de Cuetu Blanco, que como ya hemos visto, presenta una dentición de gran tamaño. En la parte inferior izquierda está el macho del esqueleto montado de la Universidad de León. Sobre todo se ve que su longitud es de las menores de la muestra y la anchura se encuentra en la mitad de la distribución. Ya visualmente se apreciaba que este individuo tenía los molares más bien cortos. Por la misma zona se encuentra el molar de una hembra de tamaño pequeño de Pena Paleira. En la parte media nos encontramos el resto de individuos, sin embargo hacia arriba a la derecha están los machos y hacia abajo las hembras sin mezclarse salvo Purruñal, que aparece con las hembras a pesar de ser un macho grande para otras medidas, Sumio de Casares y una hembra de Pena Paleira se sitúan junto a los machos, aunque de formas opuestas. Sumio de Casares es más corto y ancho, y Pena Paleira es más largo y estrecho.

En principio sí que parece que existe cierto dimorfismo sexual, sin embargo hay excepciones en las que los molares son más cortos de lo que le correspondería según su sexo como le sucede a Universidad de León y Purruñal, o más largos como Pena Paleira.

#### I.2.14. Mandíbula



**Figura 44. Medidas tomadas en la mandíbula**

(1) Longitud total, cóndilo-infradental (Lcond.-Id); (2) longitud del proceso angular – infradental (Lpro.ang.-Id); (3) longitud del cóndilo - parte posterior del canino (Lcond.-Cp); (4) longitud del cóndilo - parte anterior del canino (Lcond.-Ca); (5) longitud del proceso angular - parte posterior del canino (Lpro.ang.-Cp); (6) longitud desde la parte posterior del canino al último molar (Lcp.-Mp); (7) longitud desde la parte anterior del canino al último molar (Lca.-Mp); (8) longitud de los dientes de la mejilla (L P4-M3); (9) longitud del diastema ó longitud posterior del canino a la parte anterior del cuarto premolar (Ldiast.); (10) longitud de los



molares (LM); (11) longitud de los premolares (LP); (12) longitud desde el cóndilo hasta la parte posterior del último molar (L cond.-Mp); (13) altura de proceso alangular – Coronion (H pro.ang.-Cor); (14) altura de la mandíbula hasta el corpus posterior del primer molar, lingual (Hmd(M1p.)(li.)); (15) altura de la mandíbula hasta el corpus posterior del segundo molar, lingual (Hmd(M2p.)(li.)); (16) altura del corpus mandibular a la altura del diastema (Hmd(diast.)); (17) altura del corpus mandibular bajo el cuarto premolar, labial (Hmd(P4)(la.)); (18) altura del corpus mandibular bajo el primer molar, labial (Hmd(M1)(la.)); (19) altura del corpus mandibular bajo el M2, labial (Hmd(M2)(la.)); (20) altura del corpus mandibular bajo el tercer molar, labial (Hmd(M3)(la.)); (21) altura del cóndilo (Hcond); (22) ancho del cóndilo (Dtcond); (23) diámetro máximo de la sínfisis (Dsym. Max); (24) diámetro mínimo de la sínfisis (Dsym. Min); (25) ancho del corpus mandibular, entre el cuarto premolar y el primer molar (Dtmd(P4,M1)); (26) ancho del corpus mandibular, entre el segundo y el tercer molar (Dtmd(M2,M3)); (27) anchura máxima de la mandíbula (Hmd(max.)); (28) longitud infradental - parte posterior del canino (Lid-Cp); (29) longitud infradental - parte anterior del cuarto premolar (Lid-P4a); (30) longitud del infradental - parte posterior del último molar (Lid-Mp); (31) diámetro transversal del canino medido en la base del esmalte de la corona (DC-)

NMI: 17 fósiles + 3 actuales

Tabla 18. Medidas de las mandíbulas de *U. arctos* (1ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
CF	S	LCF-003-1996	260,00	258,60	227,65	251,10	222,80	129,80	154,58	83,95
CF	D	LCF-002-1996	261,70	254,95	227,50	253,15	221,95	128,94	155,16	82,58
CF	S	LCF-154								
CF	D	LCF-155		229,75			201,25	119,82	140,20	64,41
CF	D	LCF-167								
CV	D	CCV-003			214,85		215,35	118,75		85,17
CV	D	CCV-004			211,05			105,44		75,20
GP	S	GP-1	210,05	206,60	186,65	204,32	186,32	108,26	125,43	69,43
PC	D	CGLL-012						121,44		82,18
PC	S	CGLL-011						119,39		81,29
PP	S	SIPA-15						106,20		73,48
PP	D	SIPA-14								
PP	S	SIPA-53			200,45		198,77	120,97	141,05	83,53
PP	D	SIPA-55								
PP	S	SIPA-128								
PP	D	SIPA-129						124,53	148,50	85,27
PU	D	Pur-Lu-55								
PV	D	PVR-013	250,25		216,95	240,75		126,92	154,09	87,19
PV	S	PVR-014	251,65	246,70	220,25	244,95	218,35	127,20	153,68	85,96
SO	D	SH5-97-U29-7	221,95	219,50	190,02	213,75	191,08	109,46	132,91	75,24
SO	S	SH5-97-U29-6	223,10	222,10	194,24	216,10	196,23	110,95	131,55	76,80
SO	S	SH5-98-V29-7	258,15		220,30	246,30		124,65	149,85	84,75
SO	D	SH5-98-S30-6						125,99	149,86	84,71
SO	S	SH5-97-N19-4	232,40	238,00	204,50	226,35	210,80	78,74	145,95	80,48
SO	S	SH5-98-U28-010								78,06
TA	S	TA-109	230,50		199,15	222,00		118,79	142,27	78,86
TA	D	TA-108						116,32		78,04
AC1	D	Cráneo 001	177,89	184,12	154,69	174,20	151,96	99,75	118,02	69,58
AC1	S	Cráneo 001	178,88	181,94	153,81	175,55	152,96	99,43	119,22	70,18
AC2	D	Cráneo 002								

<b>AC2</b>	S	Cráneo 002								64,58
<b>LE1</b>	S		245,90	247,30	213,80	237,45	216,95	123,66	145,40	79,77
<b>LE1</b>	D		246,70	244,70	217,35	240,90	213,60	120,06	150,03	74,92

Tabla 19. Medidas de las mandíbulas de *U. arctos* (2ªparte)

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11	12	13	14	15	16
CF	S	LCF-003-1996	35,35	70,77	13,07	92,46	102,41	50,64	52,10	46,07
CF	D	LCF-002-1996	36,12	70,17	13,22	93,51	102,00	49,32	52,73	47,21
CF	S	LCF-154	37,27		11,01					37,99
CF	D	LCF-155	37,27	63,89	11,15			39,63	40,92	36,70
CF	D	LCF-167				98,03	101,72			
CV	D	CCV-003	29,70	72,95	13,03	96,02	102,80	52,38	51,43	47,11
CV	D	CCV-004	14,37	64,83	11,77	95,89		48,38	54,38	43,38
GP	S	GP-1	29,74	58,71	11,81	81,08		41,65	41,48	37,01
PC	D	CGLL-012	26,53	70,01	12,10			39,80	40,61	39,64
PC	S	CGLL-011	33,23	69,34	12,74			39,92	41,26	39,47
PP	S	SIPA-15	30,20	56,19	11,54			46,72		
PP	D	SIPA-14						41,47		
PP	S	SIPA-53	28,18	70,36	13,12	80,02		40,52		40,59
PP	D	SIPA-55	26,77		13,31					42,37
PP	S	SIPA-128	21,46							41,84
PP	D	SIPA-129	21,94	72,27	12,58					47,04
PU	D	Pur-Lu-55								
PV	D	PVR-013	24,52	74,09	13,54	89,79	95,87	49,14	50,64	46,85
PV	S	PVR-014	25,58	72,77	12,91	88,56	95,40	43,60	46,99	46,13
SO	D	SH5-97-U29-7	27,76	65,21	12,41	79,01	83,01	36,01	36,41	36,57
SO	S	SH5-97-U29-6	27,5	63,54	11,89	81,07	82,49	36,62	37,13	36,87
SO	S	SH5-98-V29-7	29,38	72,94	14,02	97,65	78,54	47,69	49,89	47,20
SO	D	SH5-98-S30-6	29,23	71,99	13,81			48,48	50,71	48,30
SO	S	SH5-97-N19-4	36,89	69,02	11,32	82,48	83,81	41,78		39,49
SO	S	SH5-98-U28-010		65,89	13,46	74,88		40,85		
TA	S	TA-109	23,21	66,88	10,55	100,37	81,97	42,57	44,30	40,59
TA	D	TA-108	22,14	66,79	10,73			39,05	41,65	39,22
AC1	D	Cráneo 001	24,40	58,32	11,34	57,23	68,66	34,32	35,62	31,56
AC1	S	Cráneo 001	22,08	57,81	11,53	58,17	65,88	34,27	34,08	30,53
AC2	D	Cráneo 002		55,33		67,08	60,55			
AC2	S	Cráneo 002		55,33	11,33	64,52	61,43	35,21	36,58	
LE1	S		46,22	63,56		90,54	86,84	43,47	47,53	43,65
LE1	D		38,80	64,28	13,76	83,46	87,59	47,94	49,91	42,99

Tabla 20. Medidas de las mandíbulas de *U. arctos* (3ªparte)

Cueva	Lado	Sigla	17	18	19	20	21	22	23	24
CF	S	LCF-003-1996	49,91	50,35	49,84	57,34	21,59	61,56	67,87	33,80
CF	D	LCF-002-1996	50,59	49,84	49,70	56,92	21,16	61,67	68,08	35,47
CF	S	LCF-154							51,35	26,71
CF	D	LCF-155	40,38	39,38	39,56	44,98			55,09	26,20
CF	D	LCF-167			51,70	60,91	19,70	59,96		
CV	D	CCV-003	50,78	52,23	52,05	57,90	25,05	69,22		
CV	D	CCV-004	46,43	47,74	49,17	59,53	23,38			
GP	S	GP-1	39,10	30,37	38,95	44,21	15,07		52,43	25,98
PC	D	CGLL-012	41,60	39,33	39,52	44,07			53,77	28,98
PC	S	CGLL-011	40,92	39,17	40,47	46,13			51,02	29,27
PP	S	SIPA-15	46,89	45,43	45,62	48,77				
PP	D	SIPA-14		44,02					60,17	29,65
PP	S	SIPA-53				52,33	15,12			
PP	D	SIPA-55							54,38	29,24
PP	S	SIPA-128				54,94				

PP	D	SIPA-129	49,17						64,95	32,99
PU	D	Pur-Lu-55						62,86		
PV	D	PVR-013	49,46		49,81	54,77	22,65	47,64	63,10	34,71
PV	S	PVR-014	45,85	42,50	42,55	49,82	23,35	51,64	58,93	33,53
SO	D	SH5-97-U29-7	40,32	37,04	37,93	42,39	16,37	43,71	54,18	24,70
SO	S	SH5-97-U29-6	40,98	38,40	36,89	42,25	16,48	42,99	54,20	25,10
SO	S	SH5-98-V29-7	46,52	47,37	45,43	52,59	19,87		64,27	34,53
SO	D	SH5-98-S30-6	48,95	47,56	47,45	54,11			65,50	33,77
SO	S	SH5-97-N19-4	43,59	41,48	39,58		15,29		59,61	26,13
SO	S	SH5-98-U28-010	42,72	38,61		45,68	14,33			
TA	S	TA-109	46,01	44,76	45,51	45,66	18,22		51,23	29,00
TA	D	TA-108	42,51			45,96				
AC1	D	Cráneo 001	32,47	31,92	31,60	36,25				
AC1	S	Cráneo 001	31,63	31,23	31,72	35,91	16,23	31,82		
AC2	D	Cráneo 002					14,83	33,97		
AC2	S	Cráneo 002		36,40	34,13	38,35	15,39	34,49		
LE1	S			49,44	44,88	55,76	15,64		61,43	35,15
LE1	D		51,96	49,09	49,11	55,28	15,54	61,01	61,43	35,15

Tabla 21. Medidas de las mandíbulas de *U. arctos* (4ªparte)

Cueva	Lado	Sigla	25	26	27	28	29	30	31
CF	S	LCF-003-1996	18,98	23,31	134,25	35,56	79,26	163,45	17,86
CF	D	LCF-002-1996	18,07	23,86	134,25	35,36	80,94	162,66	18,01
CF	S	LCF-154	12,76			29,02	73,37		13,09
CF	D	LCF-155	12,65	19,47		27,60	71,20	147,13	13,06
CF	D	LCF-167		22,23	132,85				
CV	D	CCV-003	20,58	25,03	141,25				
CV	D	CCV-004	18,1	22,80	132,45				
GP	S	GP-1	12,66	16,07		21,76	61,75	129,91	
PC	D	CGLL-012	12,78	18,39		33,29	71,20	153,80	16,77
PC	S	CGLL-011	12,98	18,16		35,30	73,19	155,06	
PP	S	SIPA-15	15,33	18,69					
PP	D	SIPA-14	15,54			15,82			13,29
PP	S	SIPA-53	15,50						15,03
PP	D	SIPA-55							14,59
PP	S	SIPA-128		22,05					15,92
PP	D	SIPA-129	15,74						15,87
PU	D	Pur-Lu-55							
PV	D	PVR-013	15,52	20,00	129,85	32,25	73,79	160,87	17,69
PV	S	PVR-014	17,68	19,57	125,35	29,63	72,04	157,57	17,46
SO	D	SH5-97-U29-7	11,21	14,35	106,15	28,14	63,43	139,50	12,91
SO	S	SH5-97-U29-6	11,26	14,25	105,55	28,57	62,23	140,41	13,26
SO	S	SH5-98-V29-7	18,43	23,26	117,70	36,60	77,28	160,09	16,16
SO	D	SH5-98-S30-6	18,14	22,49					15,88
SO	S	SH5-97-N19-4	11,39	17,40*	104,55	26,00	70,15	150,29	11,98
SO	S	SH5-98-U28-010	12,07	18,45*	105,40				
TA	S	TA-109	14,22	19,95	112,00	17,50	60,57	135,69	13,82
TA	D	TA-108	13,59	18,76					
AC1	D	Cráneo 001	12,88	16,16	85,91	26,91	55,94	127,84	12,16
AC1	S	Cráneo 001	11,99	16,07	84,26	24,53	55,37	127,90	12,60
AC2	D	Cráneo 002		14,4	84,45				
AC2	S	Cráneo 002	10,69	14,99	88,20				
LE1	S		15,12	19,93	142,89	24,55	66,28	145,12	16,40
LE1	D		14,23	18,85	142,1	25,02	68,47	142,32	16,39

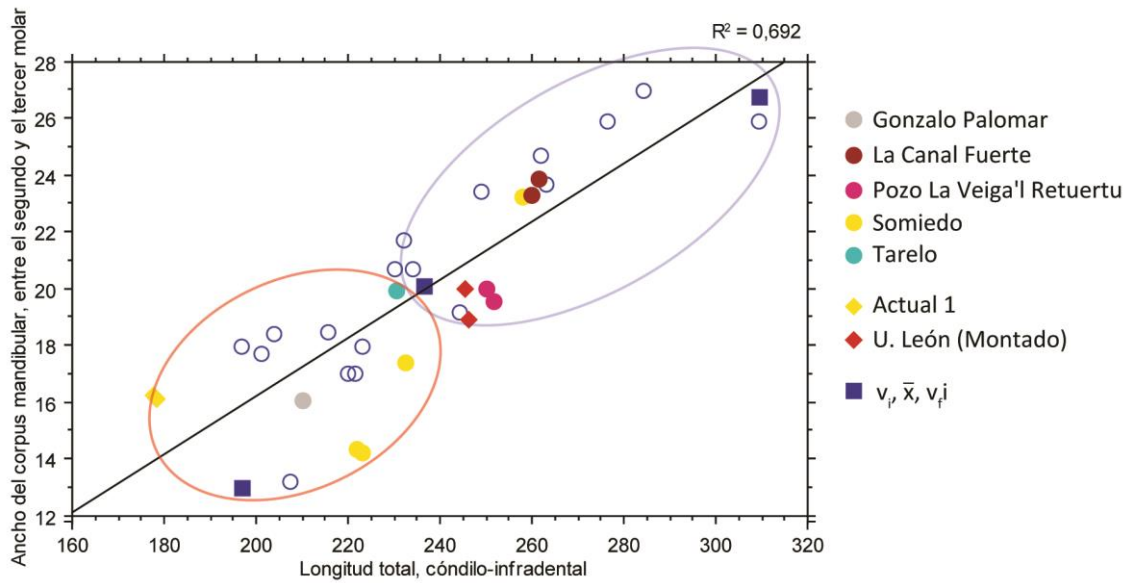


Figura 45. Gráfica bivariada de la longitud total frente al ancho del corpus mandibular entre el segundo y el tercer molar

Se ajusta bastante bien a una recta ( $R^2=0,692$ ). Los actuales quedan en la parte final de la distribución para sus respectivos sexos, sin embargo la Veiga'l Retuertu tiene medidas similares al macho en cuanto a estas dos, aunque sería una hembra de tamaño medio. Gonzalo Palomar se encuentra en el grupo de las hembras, al igual que dos individuos de Somiedo y uno de Tarelo que cae en el límite superior de las hembras, sin embargo, por su canino cae con las hembras. En el grupo de los machos estarían las mandíbulas de La Canal Fuerte pertenecientes al cráneo, y otro individuo de Somiedo.

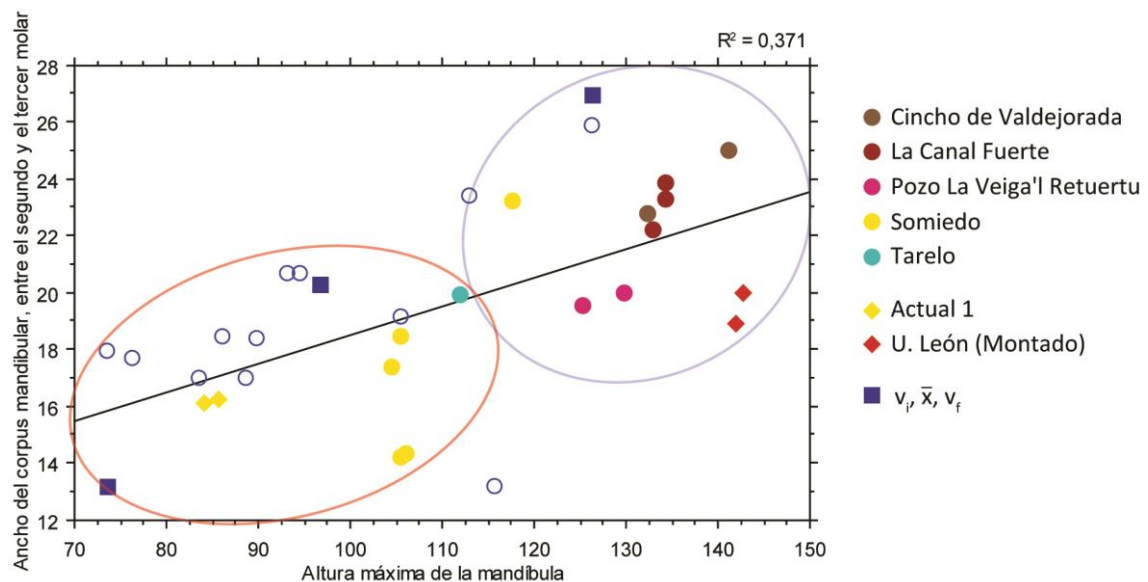


Figura 46. Gráfica bivariada de la altura máxima de la mandíbula frente al ancho del corpus mandibular entre el segundo y el tercer molar.

En la gráfica se ha representado el alto total de la mandíbula frente a uno de los anchos, en concreto el que existe entre el segundo y el tercer molar. Sí reflejan que cuanto más alta, más ancha, pero no es una relación muy significativa, ya que el  $R^2$  es bajo, del orden del 37%. Vemos que el macho actual tiene una mandíbula alta en comparación con el resto y con otras medidas, pero no es la más gruesa, como puede suceder por ejemplo con uno de los ejemplares de Cincho de Valdejorada, que con una altura semejante, tiene una anchura mucho mayor. Esta mandíbula más alta en proporción de los actuales con respecto a los fósiles, puede deberse a que un cráneo más pequeño necesita seguir teniendo una mordida potente y la forma de conseguirlo podría ser con el alto de la mandíbula.

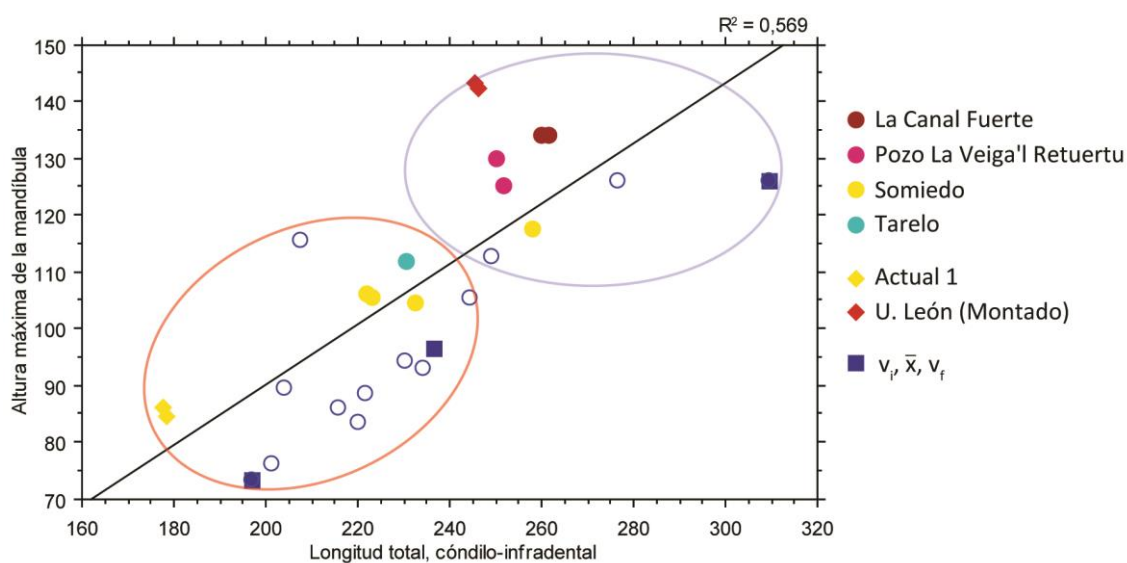


Figura 47. Gráfica bivariada de la longitud total frente a la altura máxima de la mandíbula.

Aquí también se puede observar la gran altura de la mandíbula del macho actual con respecto a su longitud.

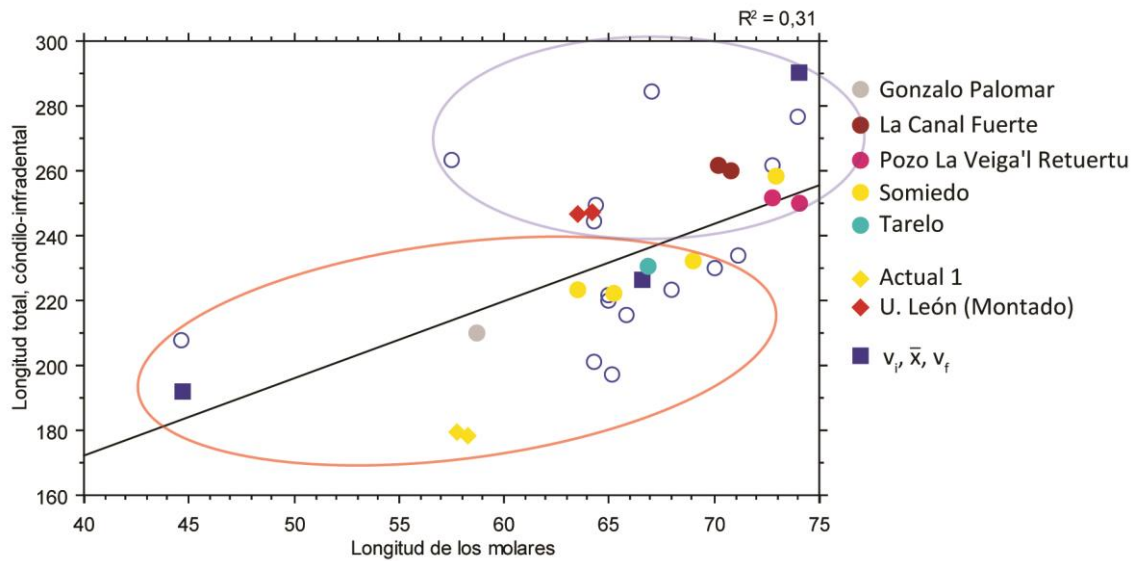


Figura 48. Gráfica bivariada de la longitud de los molares frente a la longitud total.

Esta medida da la idea de la proporción de los molares con respecto al total de la mandíbula. La mayor parte de valores se agrupa, tanto machos como hembras. Esto puede significar que el tamaño de los molares no es un rasgo tan variable como lo puede ser la longitud de la mandíbula y que una no depende de la otra. Así por ejemplo, no un cráneo más pequeño va a tener los molares más pequeños en proporción, si no que tiene que tener un tamaño mínimo de superficie necesaria para que el animal pueda digerir el alimento correctamente. Es decir, si solo atendemos a que existiese algún tipo de proporción, las mandíbulas más grandes, tienen los molares más pequeños con respecto a su tamaño.

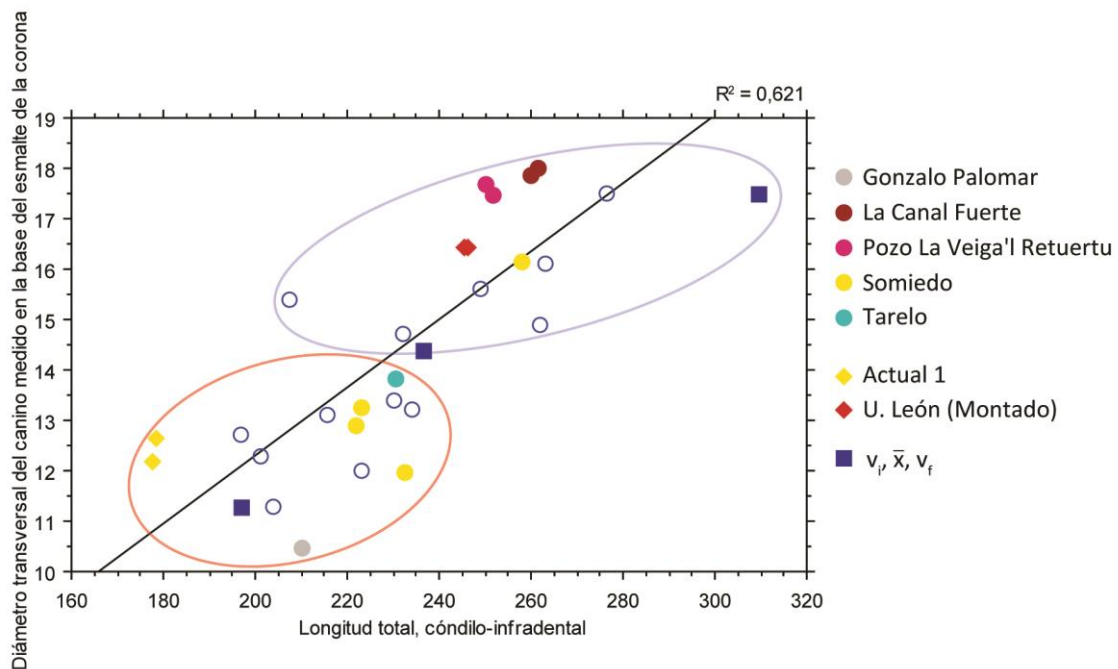


Figura 49. Gráfica bivariada de la longitud total de la mandíbula frente al diámetro transversal del canino.

Ya que el diámetro del canino es un rasgo influido por el sexo, si lo enfrentamos con la longitud, podemos separar las mandíbulas por sexos, pero se puede observar que en cuanto a longitud de la mandíbula, se superponen los sexos.

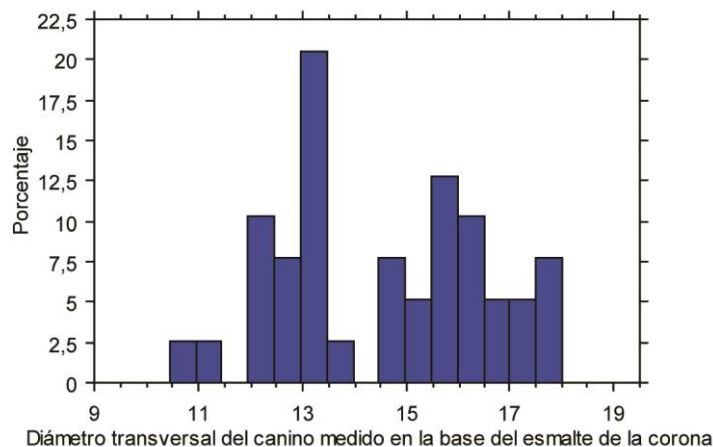


Figura 50. Histograma del diámetro transversal del canino de las mandíbulas

Sirve para sexar a los individuos. Se ve que existen dos modas, una para las hembras situada en 13 mm y otra para los machos en torno a 16 mm. También se puede observar que existe una separación entre ambas poblaciones.

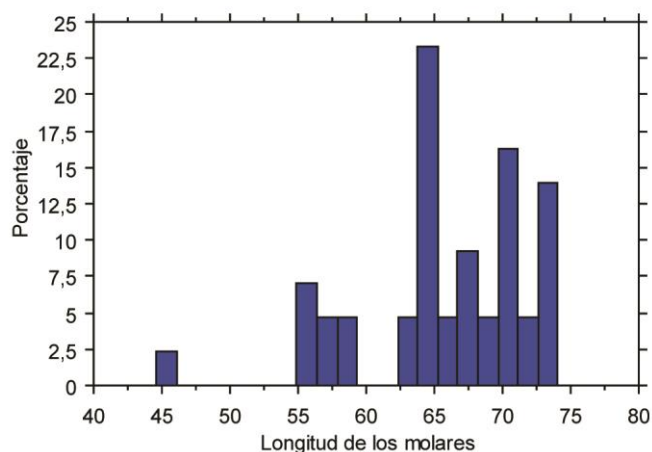


Figura 51. Histograma de la longitud de los molares

Salvo un valor aislado, el resto se encuentran entre los 55 y 75 mm. Se observa una moda principal en torno a 65 y dos secundarias en torno a 70 y 73 mm. Esto quizás podría indicar algún tipo de dimorfismo sexual, pero como hemos visto se agrupan los valores tanto de machos como hembras por lo que aunque los que están a la derecha seguramente sean machos, en el resto nos podemos encontrar ambos sexos. También se ha visto que no depende del tamaño de la mandíbula, ya que en proporción son más grandes los molares en

cráneos pequeños (eso se ve perfectamente en el cráneo del individuo montado de León que parece que tuviese los molares muy grandes con respecto al resto).

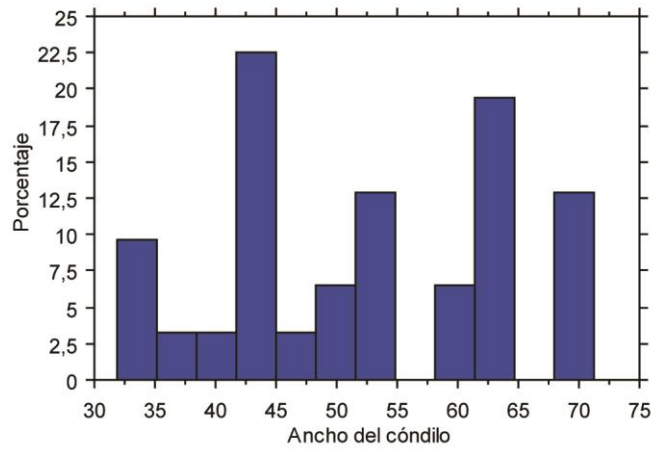


Figura 52. Histograma del ancho del cóndilo.

Se observa una distribución bimodal. Esto puede deberse a una respuesta al dimorfismo sexual de los cráneos, ya que los de los machos, que son más grandes necesitarían un cóndilo mayor.

#### I.2.15. Primer incisivo inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

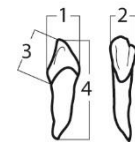


Figura 53. Medidas tomadas en el primer incisivo inferior.

NMI: 5 fósiles + 3 actuales

Tabla 22. Medidas del primer incisivo inferior de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
CF	S	LCF-154	6,01	4,16	6,42	27,74
CF	D	LCF-155	6,31	4,31	7,63	
EI	D	EIX-008	7,60	5,46	8,74	24,98
PC	S	CGLL-07	7,43	4,63	8,87	29,12
PU	D	Pur-Lu-42	8,50	5,85	9,87	29,40
SO	D	SH5-97-AO34-0372	7,74	5,66	9,67	
SO	S	SH5-98-U30-048	7,50	6,20	10,63	25,85
LE1	D		6,46	4,92	5,78	
LE1	S		6,68	4,31	5,88	
QU	D		6,20	5,00		
QU	S		5,90	4,50		
PI	S	MZB 82-7005	5,05	4,69	6,32	



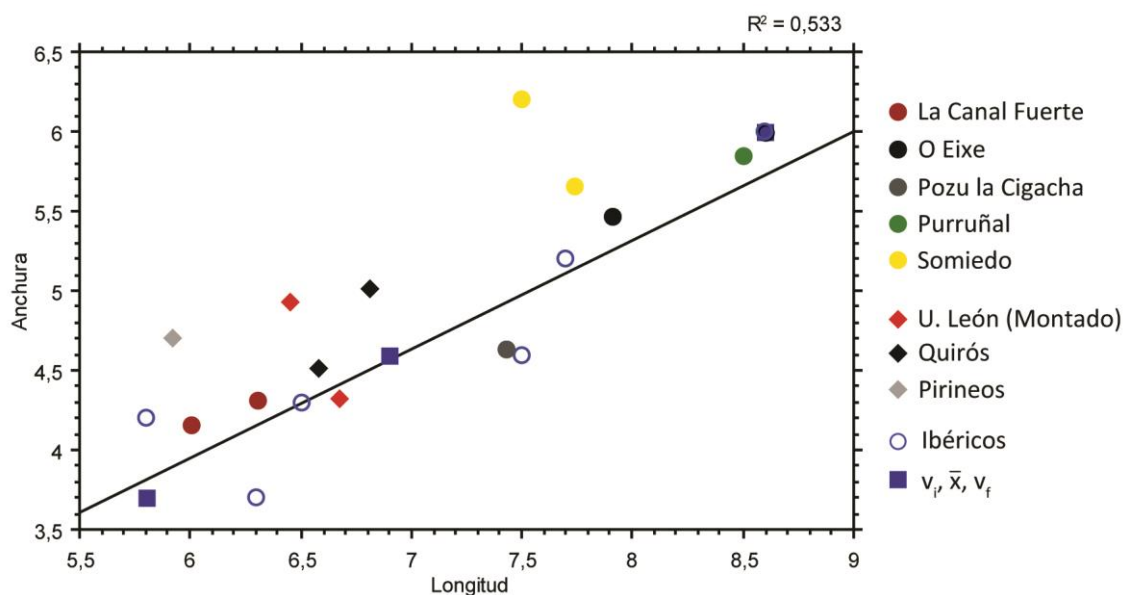


Figura 54. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del primer molar inferior.

Se ajusta bien a una recta. Los sexos no se agrupan si no que se encuentran entremezclados, ya que los machos actuales se sitúan con las hembras. Sólo habría un macho fósil dentro de la muestra que he medido, que sería el de Purruñal.

#### I.2.16. Segundo incisivo inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

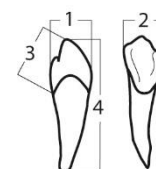


Figura 55. Medidas tomadas en el segundo incisivo inferior

NMI: 7 fósiles + 3 actuales

Tabla 23. Medidas del segundo incisivo inferior de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
CF	D	LCF-155	8,09	5,89	11,13	30,99
PC	S	CGLL-08	9,73	6,19	12,49	31,40
PP	D	SIPA-14	7,35	5,54	7,59	
PU	D	Pur-Lu-43	10,14	6,95	10,01	
SO	D	SH5-98-U30-017	7,43	7,98	10,59	
SO	S	SH5-SN	7,35	7,30	8,44	31,31
SO	S	SH5-97-U29-076	7,38	7,68	10,16	
SO	S	SH5-97-U29	8,45	8,47	8,96	29,30
LE1	D		9,41	5,46	6,81	
LE1	S		9,03	5,37	8,86	
QU	D		7,50	6,80		
QU	S		7,90	7,20		
PI	S	MZB 82-7005	8,14	6,78	8,88	

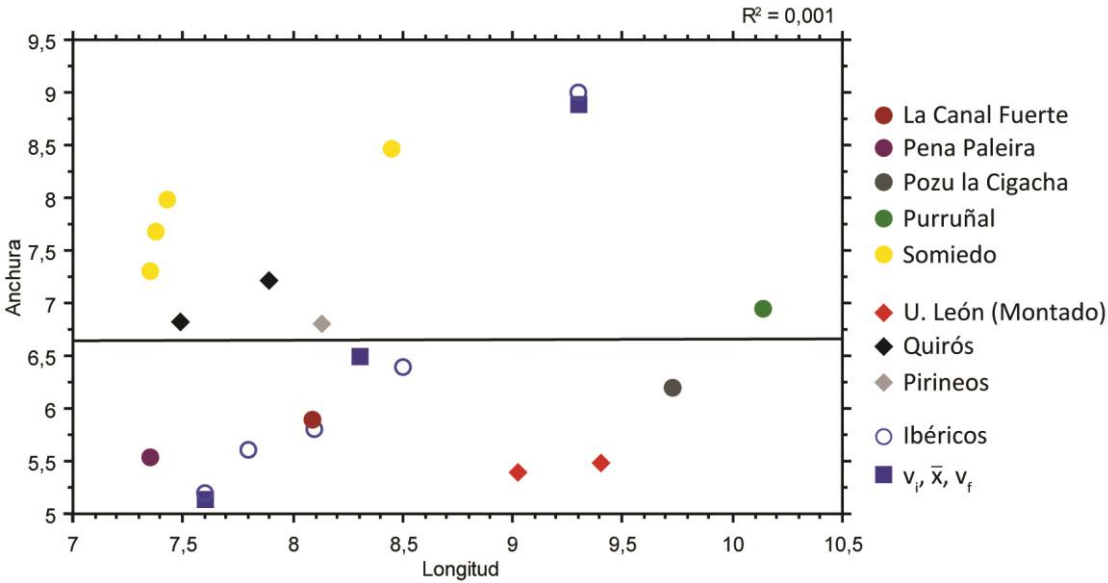


Figura 56. Gráfica bivariada de la longitud del segundo incisivo inferior frente a su anchura

No se ajusta a una recta. Los medidos por de Torres Pérez-Hidalgo (1984) sí que parece agruparse en torno a una recta, sin embargo en los que he medido hay algunos que se separan bastante. Puede deberse a algún problema en la toma de medidas.

I.2.17. Tercer incisivo inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

NMI: 6 fósiles + 3 actuales

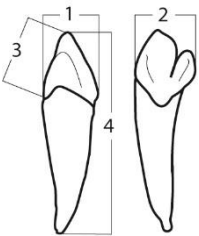


Figura 57. Medidas tomadas en el tercer incisivo inferior

Tabla 24. Medidas del tercer incisivo inferior de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4
CF	S	LCF-154	8,30	8,61	7,63	
CF	D	LCF-155	8,53	8,19	6,86	30,58
PC	D	CGLL-009	10,39	9,26	12,06	11,98
PP	D	SIPA-193	7,84	7,61	6,66	26,62
PU	S	Pur-Lu-46	9,10	8,81	7,65	32,13
SO	D	SH5-98-T30-015	10,08	8,91	8,03	34,13
SO	S	SH5-98-S28-022	10,31	9,76	10,87	36,82
TA	S	TA-192	8,24	8,39	8,42	31,07
LE1	D		7,30	7,12	7,29	
LE1	S		8,97	7,78	7,93	
QU	D		7,80	6,70		
QU	S		8,40	6,60		
PI	S	MZB 82-7005	7,05	8,10	9,11	

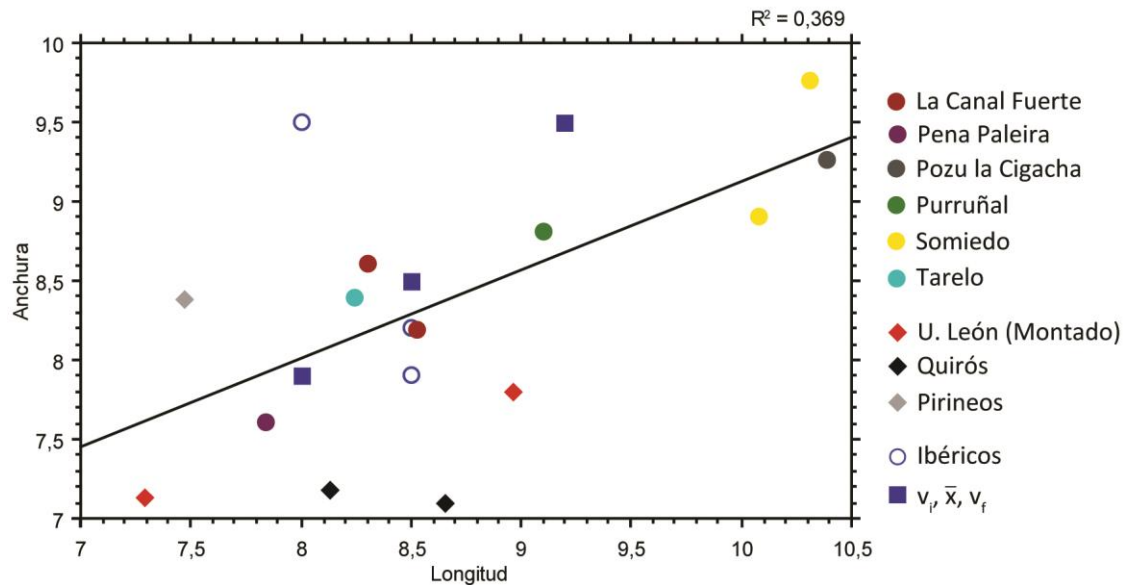


Figura 58. Gráfica bivariada de la longitud del tercer incisivo inferior frente a su anchura

Aunque el ajuste a la recta no es del todo malo, y se aprecia cierta tendencia, no se puede decir que exista un claro dimorfismo sexual. Todos los individuos actuales se sitúan con las hembras. Esto ha de depender de otros factores como puede ser la forma y tamaño del cráneo, más que del dimorfismo.

### I.2.18. Caninos inferiores

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

NMI: 19 fósiles + 4 actuales

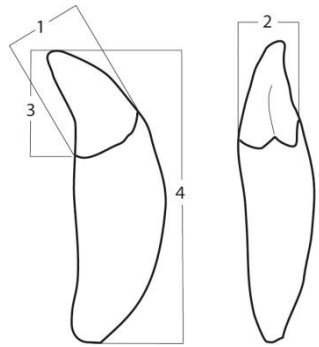


Figura 59. Medidas tomadas en el canino inferior.

Tabla 25. Medidas del canino inferior de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sexo	Sigla	1	2	3	4
AR	S	♀	ARLU-54	19,45	13,60	28,44	
AR	D	♀	ARLU-66	20,69	14,30	26,31	72,02
CF	S	♂	LCF-003-1996	25,46	17,86	38,55	
CF	D	♂	LCF-002-1996	26,56	18,01	39,51	
CF	S	♀	LCF-154	19,80	13,09	28,63	
CF	D	♀	LCF-155	19,44	13,06	31,79	
CF	D	♂	LCF-171		15,77	31,61	72,71
EI	D	♀	EIX-019	20,11	14,05	26,22	75,02
GP	S	♀	GP-4	16,97	12,73	23,54	74,81
GP	D	♀	GP-5	17,33	12,46	23,17	73,89
PC	D	♂	CGLL-005		16,77	36,33	
PP	S	♀	SIPA-19	17,73	13,37	27,50	77,90

PP	D	♀	SIPA-14	17,58	13,29	26,99	
PP	S	♀	SIPA-54	19,76	15,03	27,99	74,69
PP	D	♀	SIPA-55	19,55	14,59	28,07	
PP	D	♂	SIPA-129	21,79	15,87	32,97	
PP	S	♂	SIPA-128	21,40	15,92	33,28	
PU	D	♂	PUR-Lu-41	22,94	16,86	34,62	93,40
PU	S	♂	PUR-Lu-40		15,53		
SO	D	♀	SH5-97-U29-7	19,68	12,91	26,99	
SO	S	♀	SH5-97-U29-6	20,01	13,26	29,56	
SO	S	♂	SH5-98-V29-7	21,22	16,16	32,47	
SO	D	♂	SH5-98-S30-6	21,63	15,88	32,52	
SO	S	♀	SH5-97-N19-4	19,04	11,98	29,68	
SO	S	♀	SH5-98-T30-016	20,57	14,08	29,09	71,54
TA	S	♀	TA-109	19,62	13,82	29,47	
TA	S	♀	TA-192	19,37	13,69	29,62	
TA	S	♂	TA-199	22,67	16,15	33,35	84,73
VR	D	♂	PVR-013	25,45	17,69	37,64	
VR	S	♂	PVR-014	24,30	17,46	35,58	
AC1	D	♀	Cráneo 001	17,34	12,16	29,42	
AC1	S	♀	Cráneo 001	18,74	12,60	28,88	
LE1	D	♂		21,08	16,39	31,30	
LE1	S	♂		21,36	16,40	31,35	
QU	S	♂		18,5	11,2		
QU	D	♂		18	11,4		
PI	S	♀	MZB 82-7005		11,42		

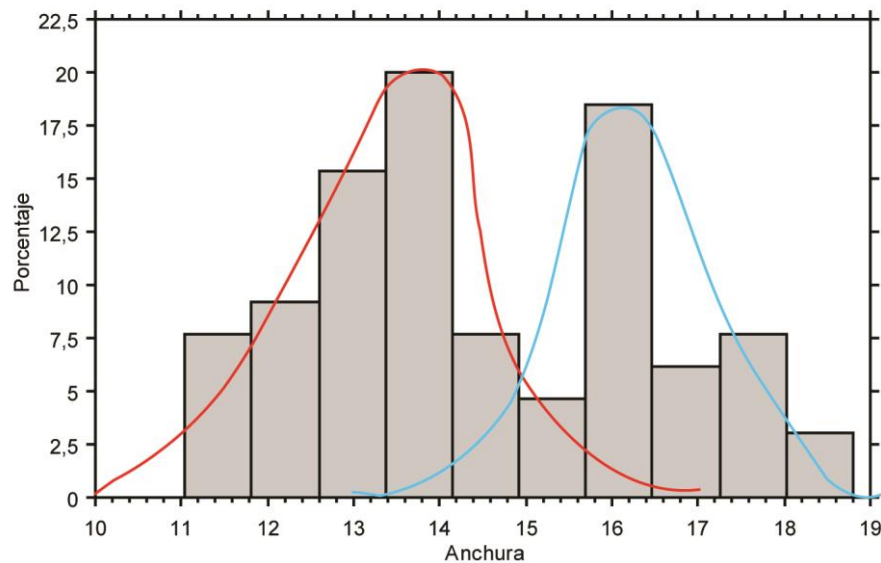


Figura 60. Histograma de la anchura del canino inferior.

Se ve claramente una distribución bimodal, ya que el carácter “anchura del canino” está influenciado por el sexo del individuo. Es la mejor más usada para sexar individuos.

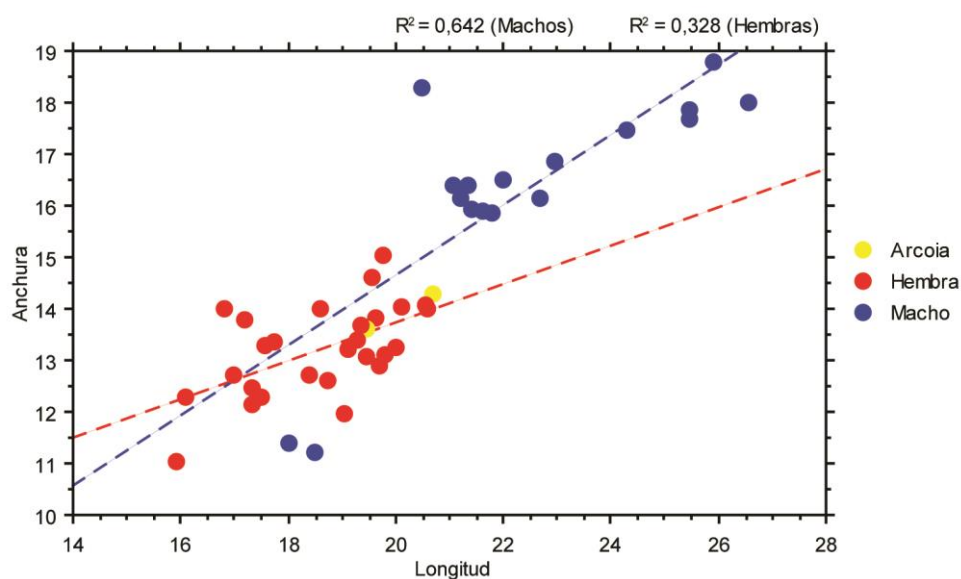


Figura 61. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del canino inferior separado por sexos.

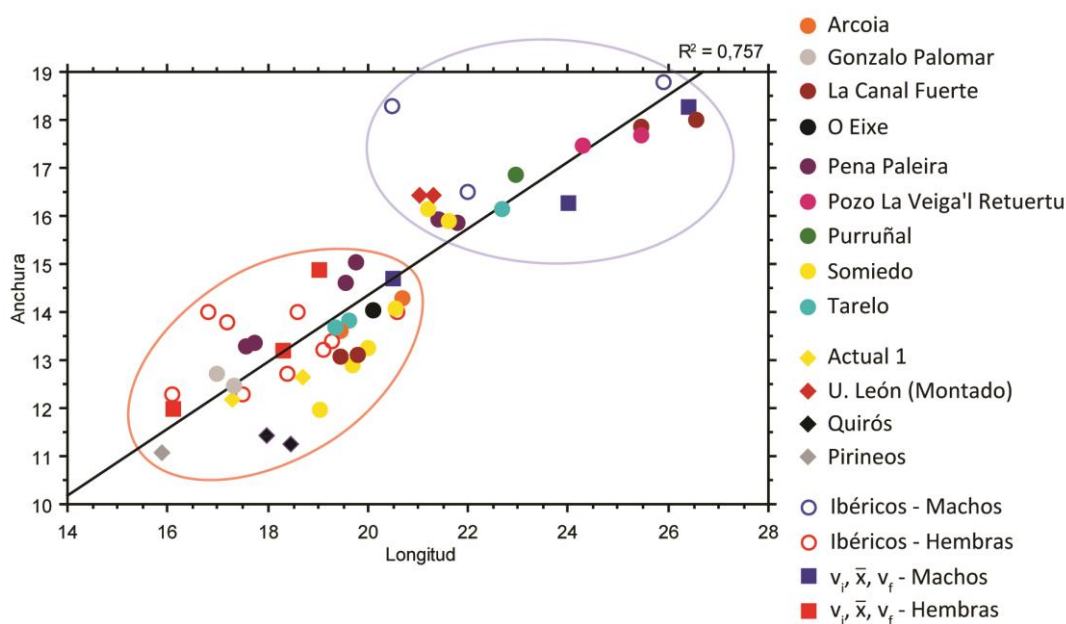


Figura 62. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del canino inferior separada por su procedencia.

Si obviamos el valor inferior de la distribución de machos de Torres Pérez-Hidalgo (1984) se agrupan de forma separada machos y hembras, a excepción del oso de Quirós, que como ya se ha visto para el canino superior, se sitúa con las hembras.

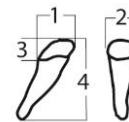
En general, el dimorfismo sexual del canino inferior es más marcado en especies “espéleas” (*U. spelaeus*, *U. deningeri*) que en “arctoides” (*U. arctos*, *U. etruscus*) (de Torres Pérez-Hidalgo, 1984), pero a pesar de ello es un buen indicador del sexo. En la Figura 63 se observa la separación que existe entre ambos sexos. El valor mínimo de machos, al ser un valor artificial construido con la menor de las anchuras y la menor de las longitudes de su muestra, no se ha tenido en cuenta.

A diferencia de lo que sucedía con los caninos superiores del cráneo de Arcoia, que se situaban en el extremo inferior de la distribución de machos, los caninos inferiores se sitúan en el superior de la distribución de hembras. Aunque no se podría descartar que fuesen dos individuos diferentes, todo parece indicar que se trata del mismo. Al ser un animal Pleistoceno, puede ser que las distribuciones para los distintos sexos estuviesen desplazadas, como sucede con los osos actuales frente a los Holocenos. Al ser el canino inferior más definitorio, se podría considerar el oso de Arcoia como hembra.

En el caso de Gonzalo Palomar, los dos caninos no pertenecen a la mandíbula que va con el cráneo y son claramente de hembra. En La Canal Fuerte tenemos 5 caninos, 3 de ellos derechos. Dos pertenecen a una hembra y otros dos a un macho, como se puede ver en la gráfica. El otro canino no aparece porque no se pudo obtener la longitud, sin embargo por su anchura se puede observar que es un macho, aunque de menor tamaño. En Pena Paleira tenemos tres individuos: claramente un macho (el subadulto) y dos hembras, una de ellas en el límite superior de la distribución de machos. En el Pozo de la Veiga'l Retuertu un macho de gran tamaño. En Purruñal un macho de tamaño medio. En Somiedo hay 4 individuos: 3 hembras y al menos un macho. En Tarelo hay dos hembras y un macho.

#### 1.2.19. Primer premolar inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total



NMI: 5 fósiles + 2 actuales

Tabla 26. Medidas del primer premolar inferior de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
CF	S	LCF-003-1996	7,90	4,98	2,87
CF	D	LCF-002-1996	7,31	5,21	3,54
CF	D	LCF-155	6,62	4,39	2,54
PP	D	SIPA-129	7,60	4,66	2,52
SO	S	SH5-97-U29-6	6,76	4,19	2,07
TA	S	TA-192	6,91	4,56	
LE1	S		7,84	4,76	3,59
QU	D		6,55	4,20	

Figura 64. Medidas tomadas en el primer premolar inferior

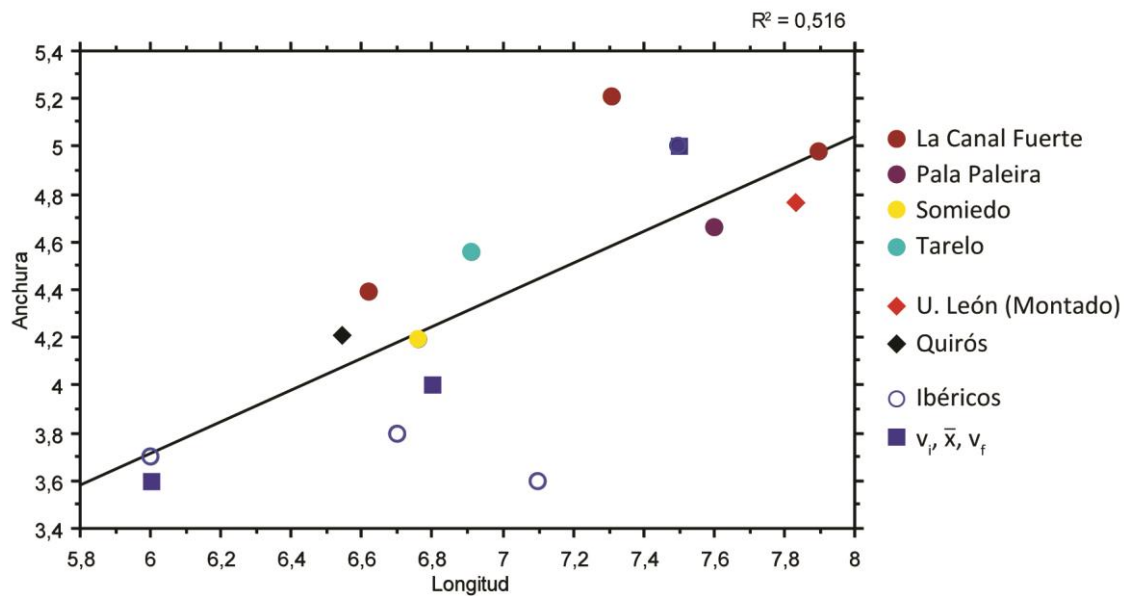


Figura 65. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del primer premolar inferior

Los valores se ajustan bien a una recta. Parece que los machos tienen los primeros premolares más grandes y las hembras más pequeños. Quirós se situaría con las hembras nuevamente.

1.2.20. Tercer premolar inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura de la corona; (4) altura total

NMI: 1 fósil

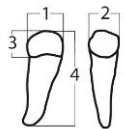


Tabla 27. Medidas del tercer premolar inferior de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
PP	S	SIPA-131	7,74	5,45	5,42

Figura 66. Medidas tomadas en el tercer premolar inferior

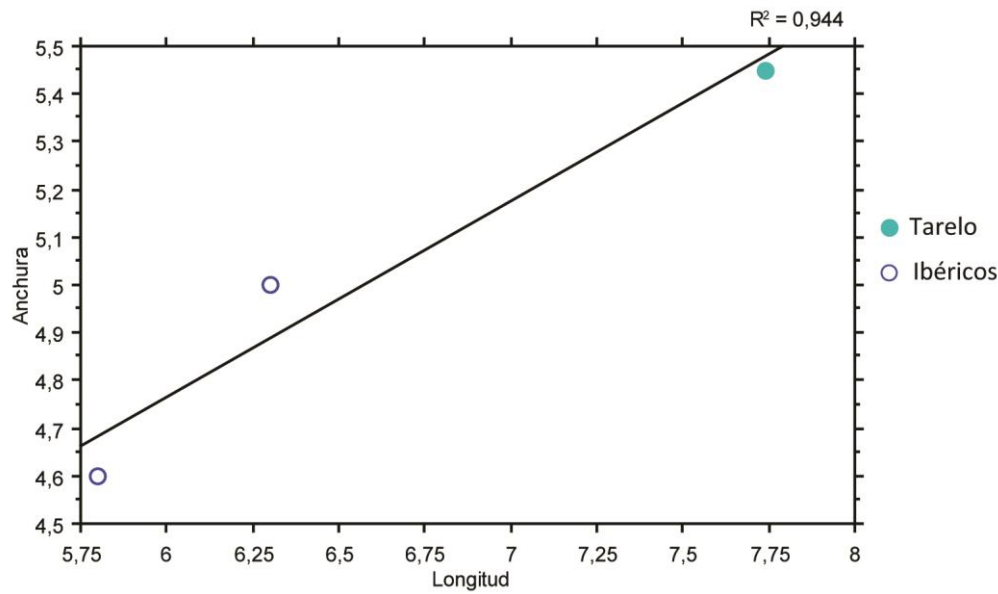
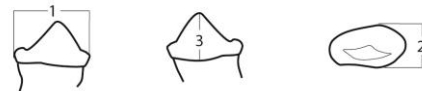


Figura 67. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del tercer premolar inferior

Sólo se ha podido medir uno, y se ha comparado con los dos de de Torres Pérez-Hidalgo (1984), siendo el de Tarelo el más grande.

#### 1.2.21. Cuarto premolar inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) altura del protocónido



NMI: 12 fósiles + 3 actuales

Figura 68. Medidas tomadas en el cuarto premolar inferior

Tabla 28. Medidas del cuarto premolar inferior de *U. arctos*

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
CF	S	LCF-003-1996	13,05	8,42	7,68
CF	D	LCF-002-1996	13,2	8,37	7,54
CF	S	LCF-154	11,44	7,57	6,82
CF	D	LCF-155	10,62	7,18	6,82
PC	D	CGLL-012	13,14	7,65	8,16
PC	S	CGLL-011	12,50	7,54	7,96
PP	S	SIPA-15	11,09	7,15	6,69
PP	S	SIPA-53	12,79	7,60	7,47
PP	D	SIPA-55	13,00	7,83	7,24
PP	D	SIPA-129	13,04	7,94	8,76
SO	D	SH5-97-U29-7	13,02	6,40	6,37
SO	S	SH5-97-U29-6	13,41	6,48	6,30
SO	D	SH5-97-T29-090	10,97	6,94	7,88
SO	S	SH5-98-V29-7	13,09	8,01	7,58
SO	D	SH5-98-S30-6	13,14	7,97	8,08
SO	S	SH5-97-N19-4	12,03	6,66	7,33
SO	S	SH5-98-U28-010	12,34	6,50	4,82
TA	D	TA-108	10,93	6,62	8,12



TA	S	TA-109	10,60	6,91	8,16
TA	S	TA-192	11,89	7,75	5,99
LE1	D		12,75	7,98	7,30
QU	D		10,30	6,00	
QU	S		10,40	6,20	
PI	D	MZB 82-7005	11,60	6,77	7,38
PI	S	MZB 82-7005	10,85	6,74	7,85

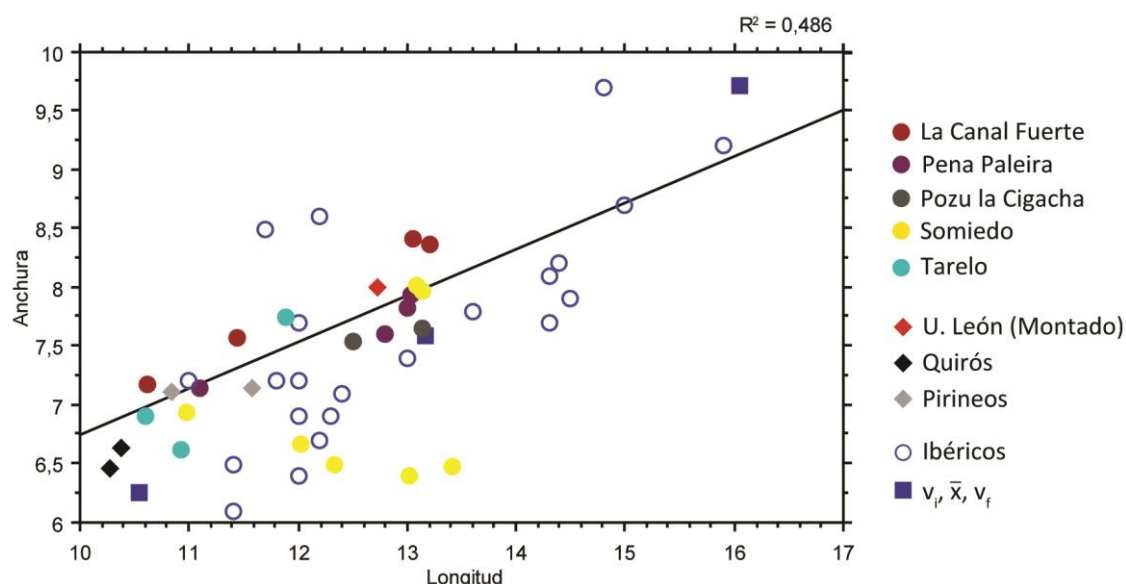


Figura 69. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del cuarto premolar inferior

En general se observa que los cuartos premolares que he medido son más pequeños que los de de Torres Pérez-Hidalgo (1984). De todas formas, los machos se agrupan en la parte central de la gráfica y las hembras en la inferior izquierda. Según esto, parece que en Somiedo son 3 hembras y un macho.

### 1.2.22. primer molar inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) longitud del trigónido; (4) anchura del trigónido; (5) anchura del talónido; (6) anchura de la constricción; (7) longitud del paracónido; (8) longitud del protocónido; (9) longitud del metacónido; (10) longitud del endocónido; (11) longitud del hipocónido; (12) altura del paracónido; (13) altura del protocónido; (14) altura del metacónido; (15) altura del endocónido; (16) altura del hipocónido; (17) longitud protocónido-metacónido; (18) longitud paracónido-protocónido; (19) longitud paracónido-metacónido; (20) longitud metacónido-hipocónido; (21) longitud protocónido-endocónido; (22) longitud hipocónido-endocónido

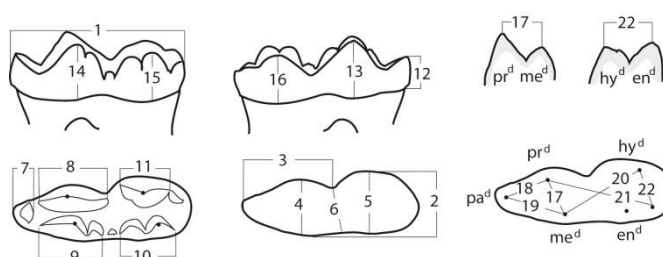


Figura 70. Medidas tomadas en el primer molar inferior.

NMI: 12 fósiles + 3 actuales

Tabla 29. Medidas del primer molar inferior de *U. arctos* (1ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
CF	S	LCF-003-1996	26,11	12,49	16,14	10,6	12,27	10,60	5,25	12,13
CF	S	LCF-154	23,37	11,43	13,28	9,78	11,79	9,68	4,27	8,13
CF	D	LCF-155	23,16	11,11	12,9	9,39	11,34	9,25	4,48	7,15
PC	S	CGLL-011	23,93	11,47	14,9	10,56	12,04	10,57	3,83	8,02
PC	D	CGLL-001	24,45	11,87	13,59	10,33	12,39	10,10	4,89	8,96
PP	S	SIPA-15	22,88	11,59	13,10	9,79	11,51	9,86	3,50	8,51
PP	D	SIPA-14	23,34	11,67	13,42	10,15	11,46	10,25	3,34	10,01
PP	D	SIPA-129	25,05	12,86	13,86	10,36	12,66	10,65	4,70	10,79
PP	S	SIPA-132	25,03	12,65	13,93	10,29	12,63	10,56	5,04	10,55
PU	S	Pur-Lu-51	24,34	12,22	12,44	9,81	12,35	9,75	4,36	10,03
SO	D	SH5-97-U29-7		11,07		9,65	10,80	9,27		
SO	S	SH5-97-U29-6	22,88	10,92	12,33	9,26	11,18	8,82	2,92	10,71
SO	S	SH5-98-V29-7	24,66	13,23	14,32	10,92	12,92	10,74	5,01	9,07
SO	D	SH5-98-S30-6	25,33	13,13	15,21	10,94	13,04	10,10	4,80	12,44
SO	S	SH5-97-N19-4	23,47	11,08	14,16	9,55	10,93	9,25	4,52	10,72
SO	S	SH5-97-AO34-38	22,11	10,85	12,89	9,35	11,47	9,10	3,11	7,02
TA	S	TA-109	23,87	12,00	15,43	9,08	11,19	9,48	3,98	11,47
TA	S	TA-192	23,75	12,07	14,81	9,90	11,69	10,40	4,36	8,51
TA	D	TA-194	23,88	12,02	14,55	9,82	11,86	10,13	4,71	8,39
LE1	D		23,55	13,05	14,29	11,36	12,63	10,33	4,34	9,78
LE1	S		23,45	12,45	14,24	10,34	12,50	10,54	4,39	8,60
QU	D		21,60	10,40						
QU	S		21,80	9,50						
PI	D	MZB 82-7005		10,26		8,79		8,52	3,73	7,62
PI	S	MZB 82-7005	21,67	10,39	14,01	8,61	10,45	8,57	4,68	8,15

Tabla 30. Medidas del primer molar inferior de *U. arctos* (2ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11	12	13	14	15	16
CF	S	LCF-003-1996	9,80	9,46	7,51	7,07	8,84	6,55	7,39	8,33
CF	S	LCF-154	8,35	6,76	8,09	6,75	8,83	6,25	6,93	7,70
CF	D	LCF-155	8,42	6,88	8,72	5,64	9,22	6,44	7,41	8,76
PC	S	CGLL-011	8,86	9,13	7,14	8,91	10,64	7,27	8,40	9,52
PC	D	CGLL-001	8,94	9,26	6,91	7,22	9,20	6,88	8,38	9,09
PP	S	SIPA-15	9,40	7,25	5,95	6,46	8,31	7,41	7,37	7,61
PP	D	SIPA-14	10,44	9,27	6,73	6,24	8,48	7,32	6,43	7,57
PP	D	SIPA-129	10,10	9,63	7,01	7,05	9,30	6,55	7,79	8,53
PP	S	SIPA-132	10,00	9,64	7,17	6,70	8,73	6,72	7,83	8,35
PU	S	Pur-Lu-51	9,83	8,15	7,01	7,45	7,49	6,45	7,10	7,22
SO	D	SH5-97-U29-7	8,40	8,65	7,57		6,45	5,94	7,42	6,78
SO	S	SH5-97-U29-6	9,39	8,83	7,38	7,44	7,97	6,12	6,64	8,06
SO	S	SH5-98-V29-7	11,50	10,02	7,72	7,10	10,66	7,20	8,18	8,92
SO	D	SH5-98-S30-6	9,71	9,62	8,31	7,34	10,46	7,13	8,47	9,91
SO	S	SH5-97-N19-4	9,13	8,91	7,35	7,46	7,62	6,93	7,40	6,89
SO	S	SH5-97-AO34-38	8,88	6,89	7,51	6,82	8,15	6,37	7,44	8,42
TA	S	TA-109	9,68	8,95	6,39	5,03	7,67	6,14	7,78	6,15
TA	S	TA-192	8,98	8,35	6,90	6,83	9,13	7,27	8,04	8,52
TA	D	TA-194	8,72	8,39	7,11	8,05	9,96	7,15	7,46	8,71
LE1	D		8,73	7,38	7,21	7,82	8,08	7,26	7,06	6,83
LE1	S		9,12	7,64	7,68	6,36	8,01	7,03	6,99	6,14
QU	D									
QU	S									

PI	D	MZB 82-7005	9,13			7,25	7,44	6,52		
PI	S	MZB 82-7005	8,20	6,60	5,87	6,63	8,16	5,36	6,90	6,62

Tabla 31. Medidas del primer molar inferior de *U. arctos* (3ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	17	18	19	20	21	22
CF	S	LCF-003-1996	5,53	8,29	10,54	11,59	14,80	5,36
CF	S	LCF-154	5,22	7,67	9,00	9,88	12,35	6,04
CF	D	LCF-155	4,41	6,87	9,05	9,54	12,48	6,61
PC	S	CGLL-011	5,64	7,89	8,99	10,37	13,84	6,27
PC	D	CGLL-001	4,77	6,77	8,44	10,90	13,62	6,33
PP	S	SIPA-15	4,91	7,74	8,51	10,81	12,08	6,43
PP	D	SIPA-14	4,67	7,82	9,24	10,77	12,80	5,40
PP	D	SIPA-129	4,49	7,14	9,73	10,54	12,99	6,82
PP	S	SIPA-132	5,30	7,40	9,52	9,71	13,09	6,67
PU	S	Pur-Lu-51	5,38	6,44	8,70	11,46	13,81	5,80
SO	D	SH5-97-U29-7	4,09			10,90	12,68	6,42
SO	S	SH5-97-U29-6	4,75	6,66	7,09	10,22	13,09	6,31
SO	S	SH5-98-V29-7	5,52	7,43	9,35	11,23	14,00	7,29
SO	D	SH5-98-S30-6	4,89	8,03	9,92	12,46	14,33	8,29
SO	S	SH5-97-N19-4	4,96	7,67	9,02	10,50	12,21	6,07
SO	S	SH5-97-AO34-38	4,64	7,03	8,20	9,59	11,47	6,37
TA	S	TA-109	4,48	7,61	9,60	12,30	13,79	6,47
TA	S	TA-192	5,32	7,95	9,04	10,52	13,08	6,44
TA	D	TA-194	5,01	8,51	8,71	11,07	13,64	6,48
LE1	D		4,03	7,35	7,80	10,59	13,36	5,78
LE1	S		4,28	6,16	7,61	10,82	13,76	6,09
QU	D							
QU	S							
PI	D	MZB 82-7005	5,71	6,81	8,54			
PI	S	MZB 82-7005	5,51	6,40	9,51	8,76	12,68	6,69

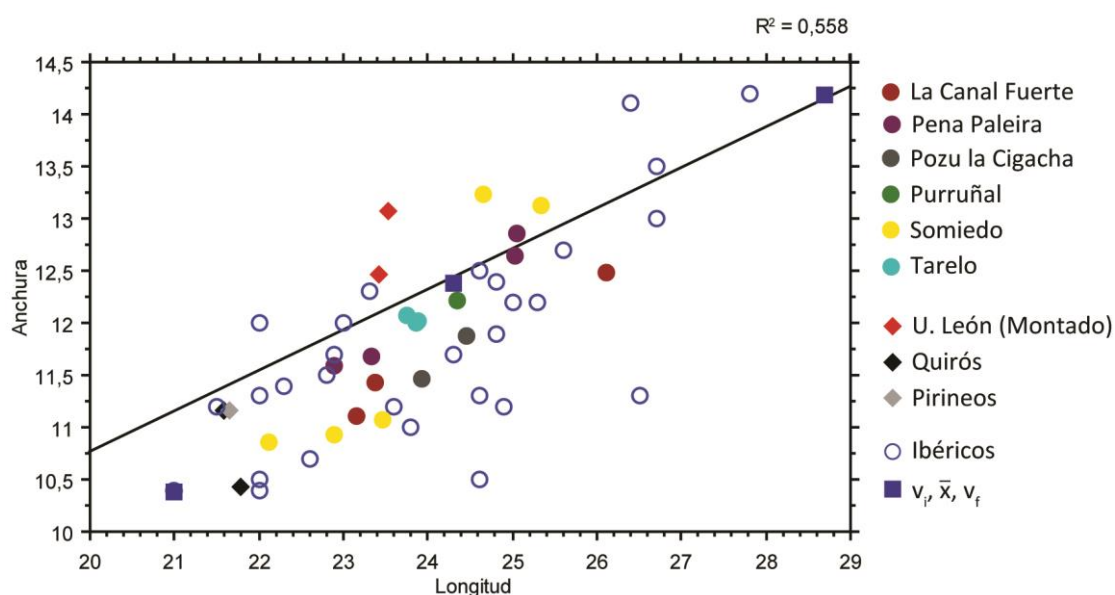


Figura 71. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del primer molar inferior

Se ajusta bien a una recta. En el centro parece que podría haber superposición de sexos. Salvo esto, el resto de medidas más bajas corresponden a hembras, y las más altas a machos.

## 1.2.23. Segundo molar inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) longitud del trigónido (lingual); (4) longitud del trigónido (labial); (5) anchura del trigónido; (6) anchura del talónido; (7) anchura de la constricción (mínima); (8) altura del protocónido; (9) altura del

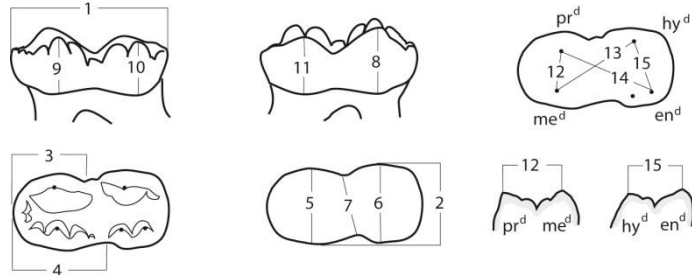


Figura 72. Medidas tomadas en el segundo molar inferior.

metacónido; (10) altura del endocónido; (11) altura del hipocónido; (12) longitud protocónido-metacónido; (13) longitud metacónido-hipocónido; (14) longitud protocónido-endocónido; (15) longitud hipocónido-endocónido

NMI: 14 fósiles + 3 actuales

Tabla 32. Medidas del segundo molar inferior de *U. arctos* (1ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
CF	S	LCF-003-1996	27,26	15,72	14,97	12,21	16,60	15,70	14,76	8,29
CF	D	LCF-002-1996	27,89	15,79	15,07	13,03	15,24	15,40	14,43	8,20
CF	S	LCF-154	23,44	14,71	13,11	11,87	13,79	14,75	13,87	7,46
CF	D	LCF-155	23,43	15,22	13,77	11,46	13,77	14,78	13,39	7,89
EI	D	EIX-018	24,59	14,9	11,78	13,45	13,81	14,57	13,81	7,91
PC	S	CGLL-011	24,74	14,59	14,70	12,28	14,70	15,33	14,79	10,11
PC	D	CGLL-004	25,19	15,32	14,46	11,22	15,74	15,20	15,07	9,28
PP	S	SIPA-15	22,67	14,11	13,93	15,61	13,66	13,50	13,72	8,49
PP	D	SIPA-129	26,03	16,42	11,93	15,89	16,23	16,50	15,64	9,81
PP	S	SIPA-133	25,93	16,64	12,83	15,05	16,37	16,54	15,40	8,99
PU	D	Pur-Lu-52	25,53	15,91	12,12	14,77	15,81	15,33	15,19	8,48
PU	S	Pur-Lu-53	25,09	15,17	12,90	14,71	15,16	15,60	14,96	8,12
SO	D	SH5-97-U29-7	2,98	14,35	12,27	10,60	13,46	13,55	14,30	8,71
SO	S	SH5-97-U29-6	23,11	14,51	10,65	12,49	13,55	14,40	13,88	7,70
SO	S	SH5-98-V29-7	26,15	15,62	13,90	14,80	15,64	14,84	15,82	9,88
SO	D	SH5-98-S30-6	26,77	15,95	15,86	13,22	15,54	15,56	15,45	11,19
SO	S	SH5-97-N19-4	23,56	13,62	14,04	11,33	13,49	13,94	12,38	8,90
SO	D	SH5-98-U30-014	23,23	13,85	14,07	11,56	12,55	13,59	13,09	9,51
SO	S	SH5-98-U30-025	23,36	13,98	13,92	11,18	12,91	14,25	13,06	9,10
TA	S	TA-109	25,28	14,09	13,60	15,94	13,47	14,05	12,23	9,18
TA	S	TA-192	24,31	16,15	11,73	13,05	15,07	15,96	15,35	8,75
TA	D	TA-195	24,62	16,03	10,72	13,01	15,38	15,76	15,69	9,00
VA	S	VA87/16F/37	25,37	15,42	11,04	12,02	14,27	14,93	15,23	7,42
LE1	D		22,70	15,20	12,58	12,64	14,59	15,20	14,45	7,05
LE1	S		22,71	16,01	11,81	13,06	14,30	15,26	14,51	7,11
QU	D		20,80	13,10						
QU	S		21,50	12,75						
PI	D	MZB 82-7005	21,05	12,28	14,62	9,36	12,82	12,26	12,16	9,29
PI	S	MZB 82-7005	21,20	12,91	14,68	10,03	12,62	12,26	12,87	9,35

Tabla 33. Medidas del segundo molar inferior de *U. arctos* (2ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11	12	13	14	15
TA	S	TA-109	7,78	7,16	8,68	8,49	16,30	16,80	8,58
CF	S	LCF-003-1996	6,88	6,34	8,09	7,69	14,02	16,25	8,45
CF	D	LCF-002-1996	7,02	6,93	7,82	8,32	14,67	16,80	8,51
CF	S	LCF-154	9,18	7,43	8,40	7,62	13,16	14,35	7,70
CF	D	LCF-155	8,19	7,87	8,21	7,43	13,06	14,04	8,21
EI	D	EIX-018	7,56	7,30	8,24	8,09	15,55	19,7	10,22
PC	S	CGLL-011	7,73	7,92	9,43	8,80	14,07	16,14	8,02
PC	D	CGLL-004	7,55	7,03	9,13	7,41	16,55	13,53	9,07
PP	S	SIPA-15	7,41	6,44	8,22	6,12	15,04	14,05	8,16
PP	D	SIPA-129	7,98	7,71	8,70	8,13	15,63	17,46	9,63
PP	S	SIPA-133	6,80	7,12	8,45	8,19	15,34	17,10	9,34
PU	D	Pur-Lu-52	7,43	7,76	8,11	8,88	14,09	16,63	7,79
PU	S	Pur-Lu-53	7,14	6,76	7,45	8,54	14,53	16,17	8,75
SO	D	SH5-97-U29-7	7,62	7,57	8,35	7,99	15,42	13,56	9,58
SO	S	SH5-97-U29-6	9,13	8,76	7,33	7,88	14,98	14,42	9,67
SO	S	SH5-98-V29-7	8,06	7,92	9,83	8,57	15,49	17,24	8,42
SO	D	SH5-98-S30-6	7,80	8,87	10,71	8,24	15,84	15,96	8,33
SO	S	SH5-97-N19-4	7,76	7,74	8,58	6,63	8,69	14,96	14,34
SO	D	SH5-98-U30-014	7,17	5,87	8,44	6,98	14,82	15,62	9,01
SO	S	SH5-98-U30-025	7,85	6,36	8,62	6,71	14,32	16,58	8,51
TA	S	TA-192	6,77	7,94		8,70		16,17	
TA	D	TA-195	7,16	7,30	8,45	8,27	14,84	16,08	8,88
VA	S	VA87/16F/37	7,41	8,10	8,33	6,91	12,66	14,69	6,51
LE1	D		7,54	6,21	6,91	8,44	15,39	17,29	7,96
LE1	S		7,01	6,55	6,62	7,59	12,81	14,44	7,88
QU	D								
QU	S								
PI	D	MZB 82-7005	7,57	6,29	8,13	7,72	14,51	11,95	7,05
PI	S	MZB 82-7005	7,12	7,07	7,93	7,02	13,2	12,93	6,68

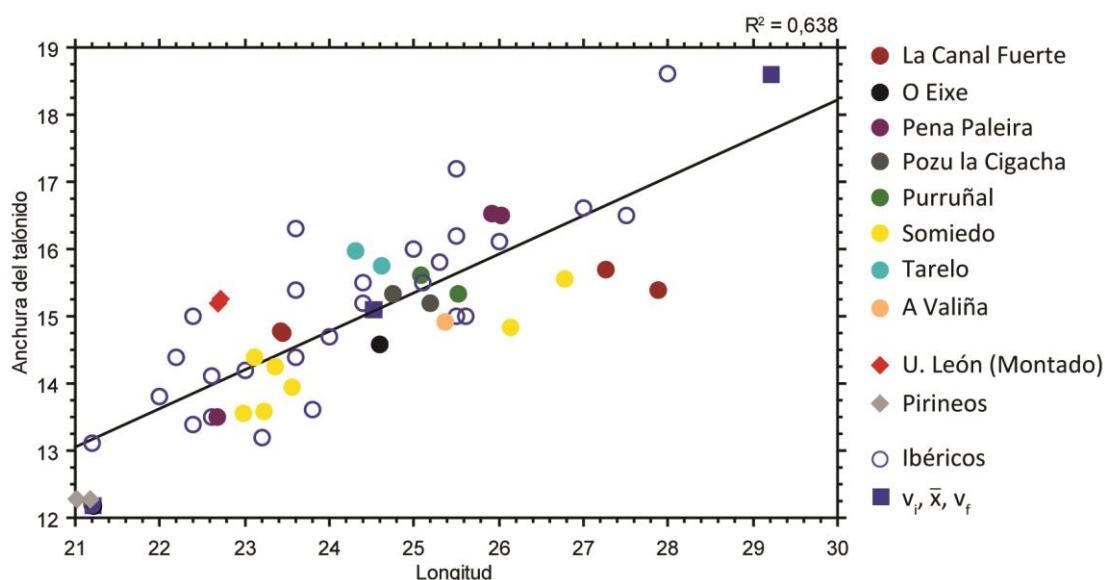


Figura 73. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del talónido del segundo molar inferior

A diferencia del método que hemos seguido en la toma de medidas (Tsoukala & Grandal-d'Anglade, 2002), en de Torres Pérez-Hidalgo (1984) no mide una anchura máxima del molar, por lo que aquí tomaremos como anchura la del talónido para poder comparar los datos de este trabajo con los de otros osos pardos ibéricos.

En la parte inferior de la distribución vemos que se sitúa el macho actual. A simple vista su mandíbula y su dentición tienen aspecto de más cortas. Esto se comprueba aquí ya que aunque la anchura de estos molares sería normal para un macho, es tan corta que se sitúa con las hembras. En la parte media se ubican los segundos molares de Tarelo pertenecientes posiblemente al menos a una hembra. Se sitúan junto a los machos, y al menos uno de los individuos que se agrupan ahí es una hembra por la anchura del canino. Parece que también para el segundo molar inferior hay superposición de sexos en la zona media de la distribución.

#### 1.2.24. Tercer molar inferior

(1) Longitud; (2) anchura; (3) longitud del trigónido (lingual); (4) anchura anterior; (5) anchura posterior; (6) altura del protocónido; (7) altura del metacónido; (8) altura endocónido; (9) altura hipocónido; (10) longitud protocónido-metacónido; (11) longitud metacónido-hipocónido; (12) longitud protocónido-endocónido; (13) longitud hipocónido-endocónido

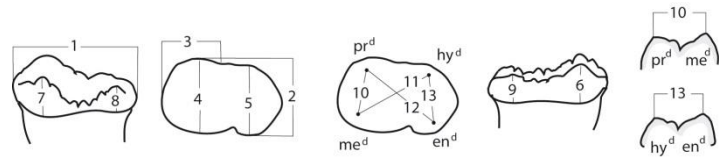


Figura 74. Medidas tomadas en el tercer molar inferior.

NMI: 10 fósiles + 3 actuales

Tabla 34. Medidas del tercer molar inferior de *U. arctos* (1ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
CF	S	LCF-003-1996	17,96	15,21	9,50	15,35	13,40	6,11	5,99	4,87
CF	D	LCF-002-1996	18,38	15,50	8,04	15,42	14,29	5,16	5,45	4,01
CF	S	LCF-147	18,51	14,49	7,57	14,52	13,72	5,66	5,87	5,10
CF	D	LCF-155	19,32	14,76	9,95	14,61	13,78	5,65	5,72	4,75
EI	D	EIX-018	19,25	14,60	9,25	14,21	13,23	5,69	5,64	4,23
PC	D	CGLL-006	20,52	15,68	8,80	15,60	14,34	6,02	6,41	5,92
PC	S	CGLL-011	20,24	15,59	10,02	14,87	14,98	6,10	6,61	5,52
PP	D	SIPA-23	15,21	13,45	9,75	13,51	10,64	5,31	4,79	3,80
PP	S	SIPA-53	19,59	15,68	11,40	15,72	13,49	5,86	5,18	5,15
PP	S	SIPA-17	21,80	16,10	12,89	16,39	14,73	5,94	5,82	5,34
PP	D	SIPA-130	21,54	16,53	12,76	16,49	15,53	6,64	5,69	4,38
SO	D	SH5-97-U29-7	19,42	14,39	9,12	14,29	12,85	6,16	5,86	5,33
SO	S	SH5-97-U29-6	19,37	13,88	8,86	13,90	13,17		5,83	4,98
SO	S	SH5-98-V29-7	20,97	15,87	10,12	16,28	14,82	6,78	7,58	5,93
SO	D	SH5-98-S30-6	21,15	15,98	10,60	16,13	14,84	8,02	6,74	5,88
TA	D	TA-192	19,73	15,26						
TA	S	TA-200	19,52	14,68	10,25	14,68	12,91	6,11	6,03	4,73
LE1	D		16,25	13,77	9,93	13,53	10,55	3,37	4,59	4,67
LE1	S		16,71	13,93	10,33	14,47	11,38	3,78	4,96	3,68
QU	D		12,85	11,60						
QU	S		13,20	11,40						
PI	D	MZB 82-7005	16,99	14,35	9,91	13,96	12,78	5,72	5,38	
PI	S	MZB 82-7005	17,27	14,36	9,80	14,04	13,78	5,31	5,93	

Tabla 35. Medidas del tercer molar inferior de *U. arctos* (2ª parte)

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11	12	13
CF	S	LCF-003-1996	4,03	10,5	13,19	13,58	8,68
CF	D	LCF-002-1996	3,62	10,5	12,85	12,82	7,80
CF	S	LCF-147	3,51	9,61	12,85	13,34	8,53
CF	D	LCF-155	3,74	9,69	13,34	12,83	8,31
EI	D	EIX-018	4,26	9,95	12,79	14,54	9,03
PC	D	CGLL-006	5,57	9,75	14,77	14,28	9,66
PC	S	CGLL-011	5,91	9,12	14,77	14,68	9,40
PP	D	SIPA-23	3,77	9,75	12,05	12,53	7,12
PP	S	SIPA-53	4,46	10,44	17,19	13,03	9,52
PP	S	SIPA-17	4,71	11,43	15,97	13,96	9,28
PP	D	SIPA-130	4,56	11,74	16,10	14,80	10,09
SO	D	SH5-97-U29-7	4,73	9,87	12,42	14,76	9,16
SO	S	SH5-97-U29-6	4,86	10,37	11,28	15,64	7,85
SO	S	SH5-98-V29-7	5,97	10,10	16,81	13,98	9,80
SO	D	SH5-98-S30-6	5,97	10,02	16,55	14,48	9,54
TA	D	TA-192					
TA	S	TA-200	5,22	8,74	12,54	13,59	6,36
LE1	D		3,22	8,71	11,78	12,24	7,28
LE1	S		3,18	9,96	10,62	11,45	5,69
QU	D						
QU	S						
PI	D	MZB 82-7005		9,91	11,99	12,20	7,95
PI	S	MZB 82-7005		9,64	12,92	13,81	9,00

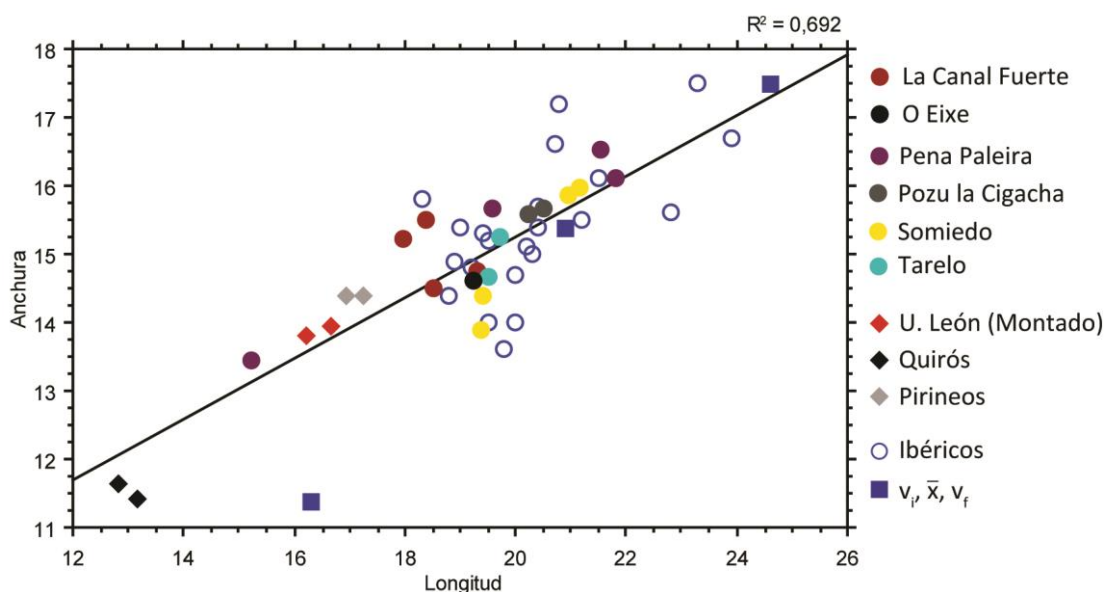


Figura 75. Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura del tercer molar inferior.

Aunque individuos más grandes tendrán molares más grandes, con el tercer molar parece no ser así. Se concentran la mayoría en el centro de la distribución, tanto machos como hembras. Salvo en el caso del macho de La Canal Fuerte, los machos se sitúan a la derecha y las hembras a la izquierda. Los individuos actuales se sitúan en la parte inferior de la distribución, especialmente el oso de Quirós. El oso montado de la Universidad de León tiene una mandíbula más corta a simple vista, y se comprueba que los molares también lo son, y en este caso, con una diferencia bastante acusada con respecto al resto de la población, dado que para otros dientes no eran tan pequeños en proporción.



### I.2.25. Atlas

(1) Altura; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior; (4) diámetro transversal de la articulación proximal;

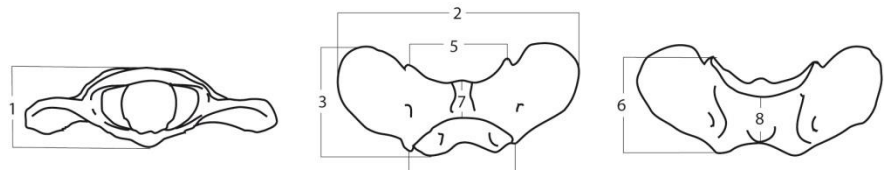


Figura 76. Medidas tomadas en el atlas.

(5) diámetro anteroposterior de la articulación distal; (6) diámetro transversal de la articulación máximo; (7) diámetro transversal de la articulación mínimo (dorsal); (8) diámetro transversal de la articulación mínimo (ventral); (9) altura del foramen magnum

NMI: 7 fósiles + 1 actual

Tabla 36. Medidas del atlas de *U. arctos*

Cueva	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CF	LCF-151	52,30	166,13	77,20	78,87	68,68	61,15	32,70	27,63	30,01
GP	GP-3	48,01			72,34	65,45	59,82	27,74	24,32	31,10
PP	SIPA-25	41,92	145,38	66,52	77,05	57,28	55,42	29,31	19,94	23,45
PP	SIPA-74							30,40		
PP	SIPA-143	48,89			75,13			29,70	22,57	30,76
TA	TA-112	46,36			70,06	56,31	57,62	29,38	23,26	27,49
TA	TA-Lu-c-10	40,76	139,92	73,44	71,87	55,66	55,95	30,05	21,52	25,63
LE1		45,66	173,56	77,99	70,75	64,33	62,31	33,95	25,00	37,19

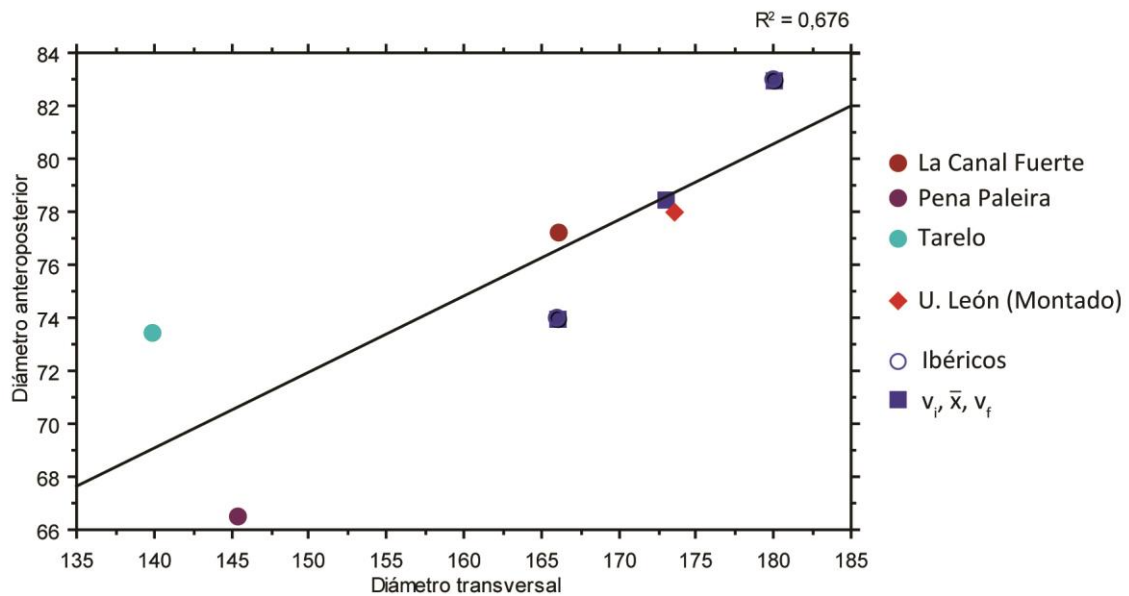


Figura 77. Gráfica bivariada del diámetro transversal frente al diámetro anteroposterior del atlas.



Estas medidas nos dan la idea del tamaño general de los atlas. El problema que tiene es que al ser el “ala del atlas” una estructura muy delicada, normalmente se encuentra rota. Como se ve en las gráficas, se ajusta bien a una recta. Los atlas de comparación son sólo los correspondientes a dos machos. Estos están más cercanos a los de La Canal Fuerte y el oso actual de León, también machos. De un tamaño menor son los atlas procedentes de Tarelo y Pena Paleira, ambos pertenecientes a hembras. A falta de más datos, ya que esta es una pieza delicada, parece ser que existe un dimorfismo sexual para este hueso, lo cual puede tener relación con tamaños corporales más grandes, o la necesidad de aguantar unos cráneos mayores.

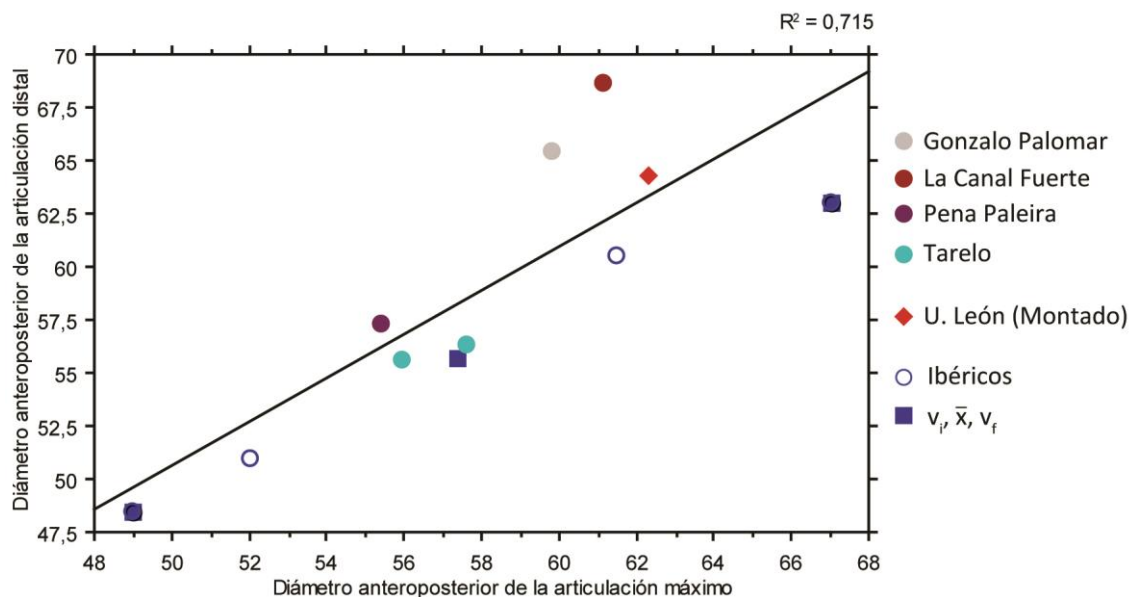


Figura 78. Gráfica bivariada del diámetro anteroposterior de la articulación máximo frente al diámetro anteroposterior de la articulación distal.

Se ajusta bien a una recta. Estas medidas también nos dan una idea del tamaño general de los atlas. Como es muy normal que tengan las alas rotas, estas dos medidas nos dan también ideas de tamaños comparativos. En este caso, las medidas de Altuna incluyen dos machos y dos hembras que parecen cubrir toda la distribución. Nos encontramos que nuevamente los machos de La Canal Fuerte y el actual de la Universidad de León quedan próximos a los machos de Altuna, sin embargo, las hembras de Tarelo y Pena Paleira quedan en el medio de la distribución entre las hembras de Altuna y los machos. Tenemos otro atlas, el de Gonzalo Palomar, de cuya cueva parece que se obtuvieron restos de 2 hembras, y que cae con los machos. Existen dos posibilidades, que haya otro individuo macho, o que este resto sea de una hembra grande, y que perteneciese al cráneo.

#### I.2.26. Axis

(1) Altura; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior; (4) diámetro

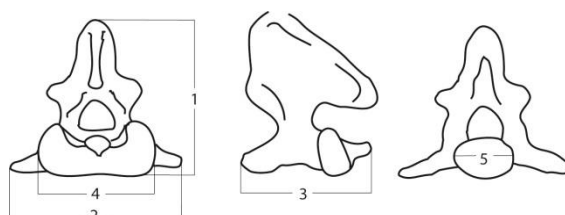


Figura 79. Medidas tomadas en el axis.

transversal de la articulación proximal; (5) diámetro transversal de la articulación distal

NMI: 4 fósiles + 1 actual

Tabla 37. Medidas del axis de *U. arctos*.

Cueva	Sigla	1	2	3	4	5
CF	LCF-152	90,15	91,68	80,73	65,25	44,31
PP	SIPA-75			66,07	54,12	34,01
SO	SH5-98-S28-036	84,95	79,56		70,56	
TA	TA-132	78,33	75,03		65,68	
LE1		83,04	91,93		59,52	39,21

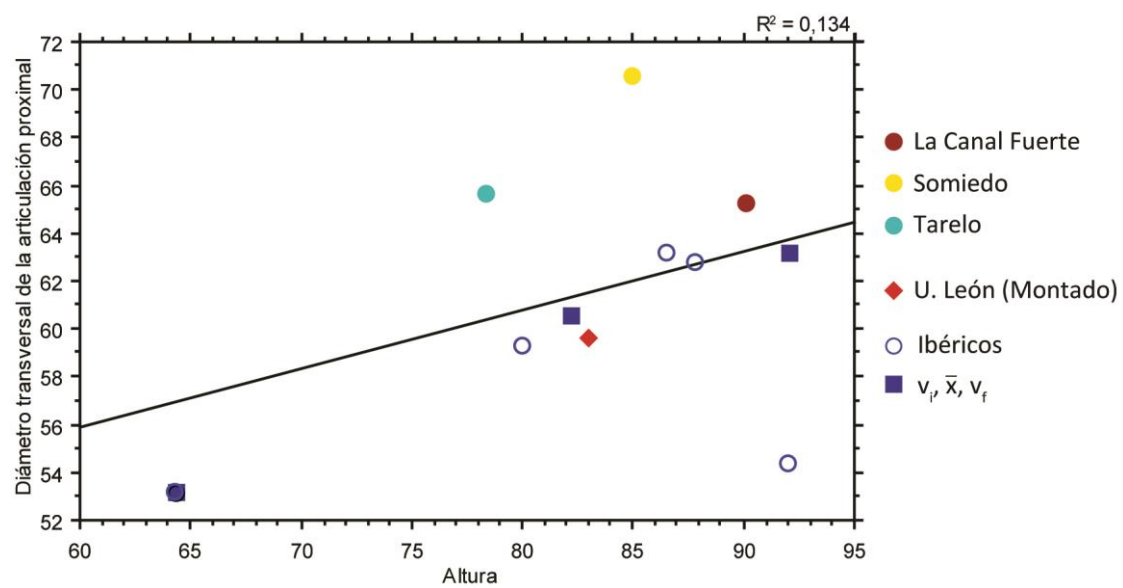


Figura 80. Gráfica bivariada de la altura del axis frente al diámetro transversal de la articulación proximal.

No se ajusta nada bien a una recta, y si enfrentamos la altura al articulación distal se ajusta mucho mejor a una recta ( $R^2=0,828$ ), sin embargo no tenemos medidas para tantos restos. No es muy informativo, ya que machos y hembras están mezclados.

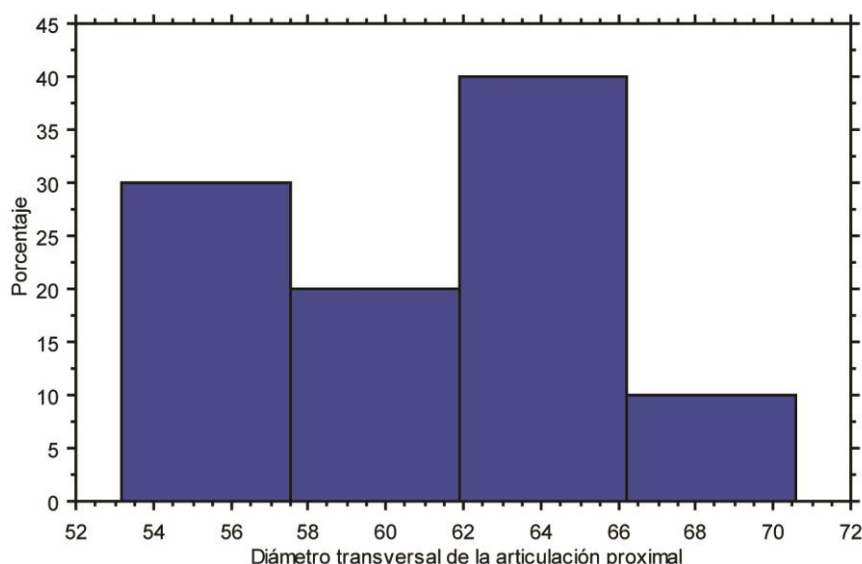


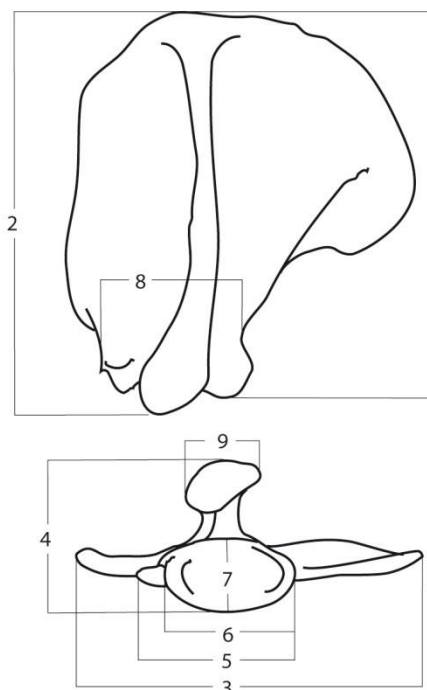
Figura 81. Histograma del diámetro transversal de la articulación proximal.

El diámetro transversal de la articulación proximal es la única medida que comparten todos, por lo que se ha hecho un histograma. Básicamente nos da la información que se ha visto antes. Hay una concentración en la parte media tanto de machos como de hembras, y un grupo de hembras en la parte baja.

### I.3. Esqueleto apendicular: miembro anterior

#### I.3.1. Escápula

(1) Longitud; (2) longitud máxima; (3) diámetro anteroposterior; (4) diámetro transversal; (5) diámetro transversal distal; (6) diámetro transversal de la articulación; (7) diámetro anteroposterior de la articulación; (8) diámetro anteroposterior del collum; (9) diámetro anteroposterior del acromion



NMI: 13 fósiles + 2 actuales

Tabla 38. Medidas de la escápula de *U. arctos*.

Figura 82. Medidas tomadas en la escápula.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CF	S	LCF-153	269,80	278,15		97,64	80,90	67,64	44,23	89,49	41,03
CF	S	LCF-057				90,99	78,92	64,05	40,83	92,09	41,57
CF	S	LCF-160				82,67	77,74	59,85	35,00	79,24	29,04
CF	D	LCF-161	233,90	241,90		82,28	78,35	59,50	36,28	80,58	31,08
CF	D	LCF-162	254,40	267,30	253,50	96,07	82,31	69,58	44,32	91,33	37,37
EI	S	EIX-021						60,84			
PP	D	SIPA-11				79,86	81,23		25,01		
PP	D	SIPA-32				75,51	51,02	37,67	19,11	72,76	33,45
SO	D	SH5-97-N19-5	221,50	220,25		80,83	70,37	53,27	34,03	75,57	25,74
SO	D	SH5-97-U29-15	235,10	229,15	213,15	72,88	74,33	50,19	33,70	75,76	37,12
SO	S	SH5-98-U28-011					71,32	54,73	37,82	81,60	
SO	S	SH5-97-T30-1	229,20	224,65	188,20	73,67	65,19	53,30	33,78	65,38	34,77
TA	S	TA-113	231,65	241,15	185,37	80,89	67,78	60,22	37,92	76,76	27,76
TA	D	TA-114							38,20		
TA	S	TA-191									34,98
TA	S	TA-Lu-c-10	216,20	238,55		80,98	70,38	58,42	38,77	77,31	43,25
LE1	D		243,65	260,15	225,90	81,67	73,76	57,24	41,55	79,64	38,47
LE1	S		250,20	255,25	239,65	82,75	71,10	55,34	40,63	81,68	37,91
LE2	D	El Cuervo	240,00	243,30	226,10	81,03	69,03	53,66	35,78	75,93	37,76

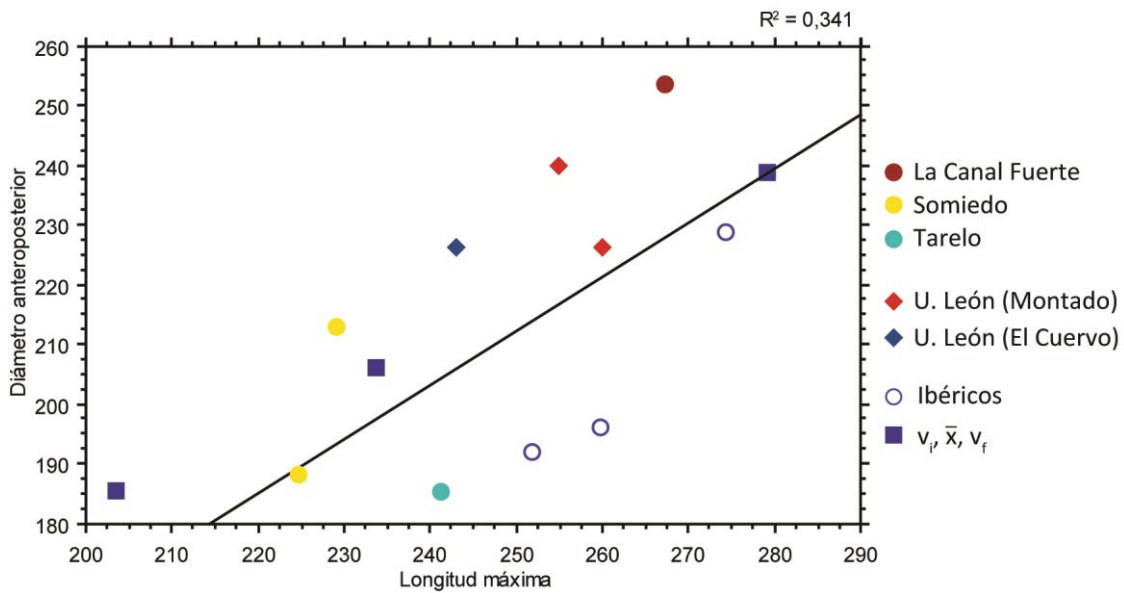


Figura 83. Gráfica bivariada de la longitud máxima frente al diámetro anteroposterior de la escápula.

No se ajusta demasiado bien a una recta. Estas medidas nos dan una idea del tamaño general del hueso. Parece que por el diámetro anteroposterior se podrían separar machos de hembras, mientras que por ejemplo según la longitud máxima, miden prácticamente lo mismo el macho de León “El Cuervo” y una de las hembras de Tarelo.

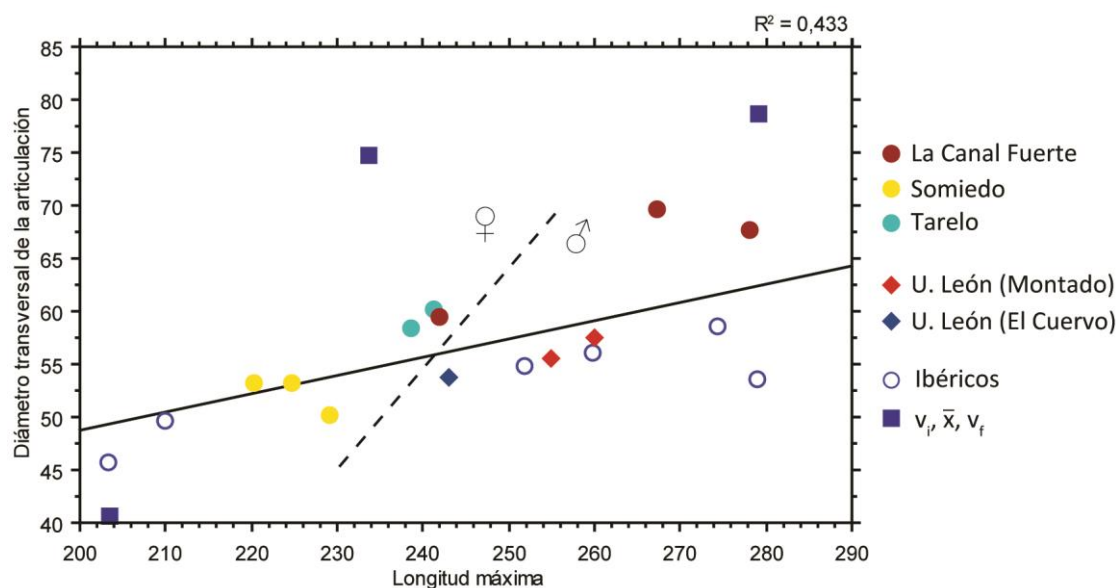


Figura 84. Gráfica bivariada de la longitud máxima frente al diámetro transversal de la articulación de la escápula.

No se ajusta del todo bien a una recta, pero lo hace mejor que las anteriores medidas. Nuevamente “El Cuervo” vuelve a quedar junto a las hembras, en este caso de Tarelo y La Canal Fuerte.

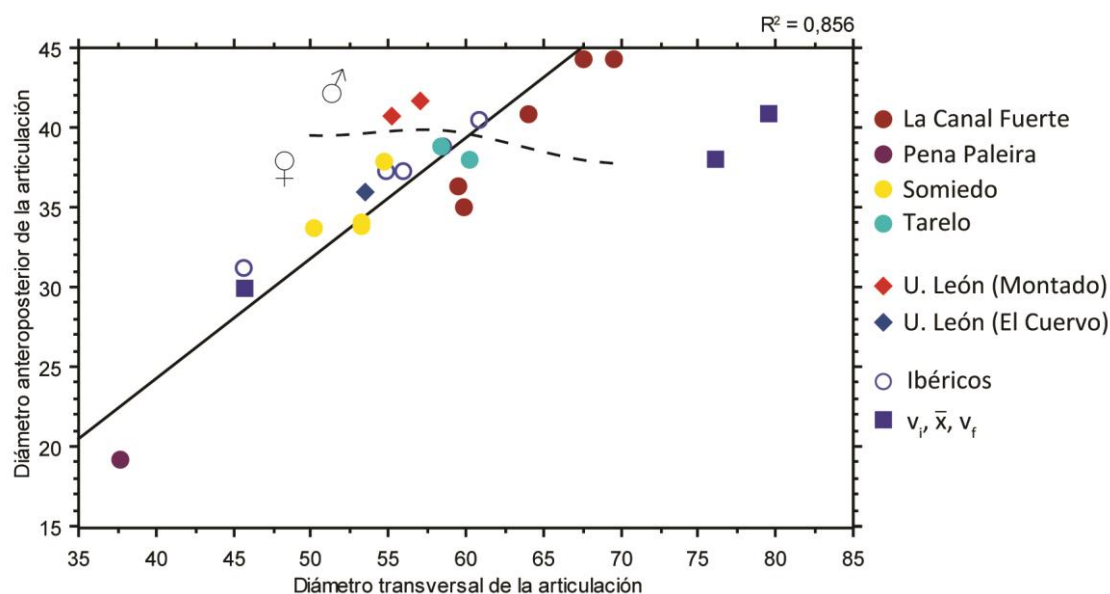


Figura 85. Diámetro transversal de la articulación frente al diámetro anteroposterior de la articulación de la escápula.

Se ajusta muy bien a una recta. Todos los valores se agrupan excepto la escápula de Pena Paleira que es de un tamaño muy inferior al resto. Pertenece a una hembra, y según esto, su tamaño es pequeño. Con estas medidas comprobamos que en La Canal Fuerte en este caso tenemos 3 individuos, de los cuales parece que dos son machos y uno hembra.

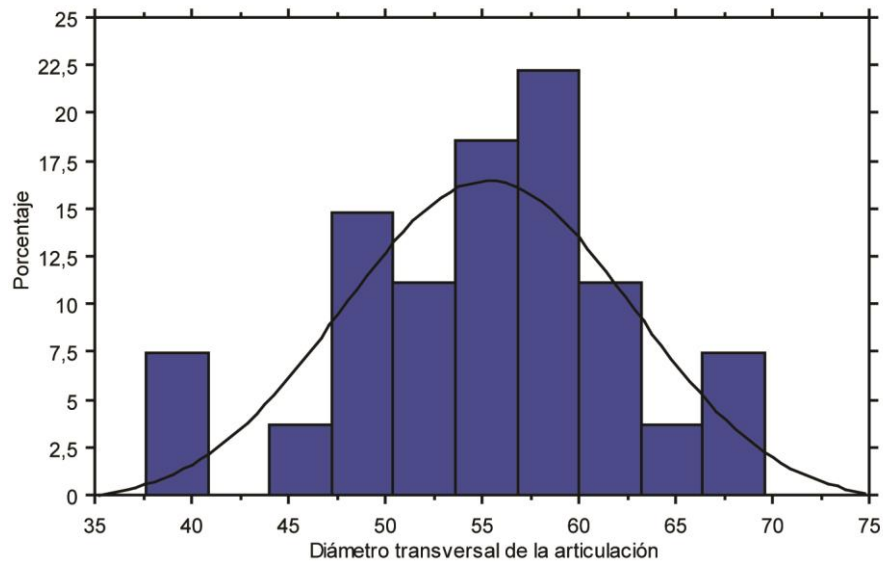


Figura 86. Histograma del diámetro transversal de la articulación.

En de Torres Pérez-Hidalgo (1984) se menciona un dimorfismo sexual según el diámetro transversal de la articulación. Sin embargo en el histograma no se ve una bimodalidad, y según esto, los osos modernos se situarían junto a las hembras. Un posible candidato de dimorfismo sexual podría ser el diámetro anteroposterior de la articulación como hemos visto previamente.

### 1.3.2. Húmero

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la cabeza; (5) diámetro anteroposterior de la cabeza; (6) diámetro transversal de la diáfisis (medio, mínimo o antes del deltoides); (7) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (8) diámetro transversal distal; (9) diámetro transversal articulación distal; (10) altura máxima de la tróclea; (11) circunferencia de la diáfisis.

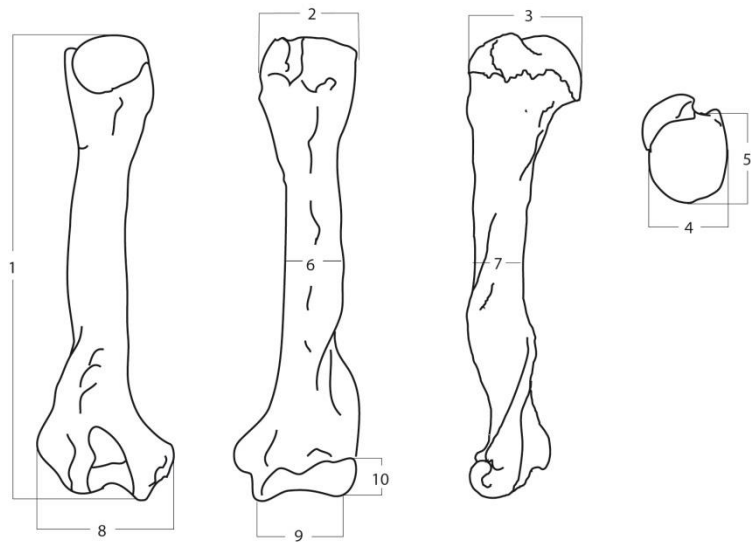


Figura 87. Medidas tomadas en el húmero.

NMI: 14 fósiles + 2 actuales

Tabla 39. Medidas del húmero de *U. arctos* (1ª parte).

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
AR	S	ARLU – 39 (2102)								106,41
CB	S	CB-006	271,15	60,12	69,81	43,25	53,07	24,65	31,59	89,88
CB	D	CB-007		60,59	71,42	44,70	58,50			
CF	S	LCF-005-1996	366,50	77,01	90,88	61,93	77,08	37,38	41,99	106,60
CF	D	LCF-004-1996	367,80	76,55	88,97	63,75	84,90	37,34	41,69	106,72
CF	D	LCF-96-036	321,75	66,58	77,55	56,69	71,47	31,35	35,75	87,59
CF	S	LCF-055		66,78	78,38	55,80	70,73	31,98	34,66	
PC	D	CGLL-048						26,82	32,76	
PC	S	CGLL-049						25,67	33,45	
PP	D	SIPA-24	298,00	64,89	72,03	50,25	57,47	27,60	30,94	82,72
PP	D	SIPA-183								
PU	S	Pur-Lu-16	334,50	69,72	87,09	58,79	75,65	38,18	40,48	101,54
SO	D	SH5-97-T29-26	319,90	59,15	72,21	48,72	62,93	26,01	29,97	84,13
SO	S	SH5-97-T29-35	231,65	60,15	72,10	49,59	62,31	26,68	29,71	85,09
SO	S	SH5-98-S28-095						32,97	38,91	110,16
SO	D	SH5-97-AD26-001						27,12	28,43	
TA	D	TA-117						33,23	35,19	
TA	D	TA-Lu-c-2	307,80	60,71	73,14	51,67	61,89	30,24	33,82	87,65
TA	S	TA-Lu-c-3	310,65	62,56	72,00	55,37	63,43	30,03	35,70	86,50
VA	S	VA88/RVTO/8						39,12		
VR	S	PVR-015	335,55	71,06	80,76	56,41	66,64	33,79	36,27	94,17
LE1	D		317,00	68,24	81,94	58,06	61,65	31,01	34,42	87,09
LE1	S		314,75	67,69	82,69	59,84	63,23	31,99	34,60	90,87
LE2	D	El Cuervo	301,30	62,99	74,82	50,63	50,47	32,08	33,87	89,06

Tabla 40. Medidas del húmero de *U. arctos* (2ª parte).

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11
AR	S	ARLU – 39 (2102)	65,74	35,82	
CB	S	CB-006	71,40	34,77	94,54
CB	D	CB-007			
CF	S	LCF005-1996	71,82	36,74	134,48
CF	D	LCF-004-1996	71,93	36,16	135,34
CF	D	LCF-96-036	59,75	30,20	112,24
CF	S	LCF-055			112,46
PC	D	CGLL-048			101,35
PC	S	CGLL-049			100,43
PP	D	SIPA-24	56,58	29,47	
PP	D	SIPA-183		29,31	
PU	S	Pur-Lu-16	71,22	31,75	125,75
SO	D	SH5-97-T29-26	58,99	31,46	96,94
SO	S	SH5-97-T29-35	58,45	29,06	96,14
SO	S	SH5-98-S28-095	75,03	39,25	120,63
SO	D	SH5-97-AD26-001			92,59
TA	D	TA-117			
TA	D	TA-Lu-c-2	62,56	29,39	
TA	S	TA-Lu-c-3	61,44	31,27	
VA	S	VA88/RVTO/8			
VR	S	PVR-015	67,38	29,11	120,84
LE1	D		62,27	24,18	117,38
LE1	S		66,65	28,29	118,25
LE2	D	El Cuervo	65,18	22,19	110,39

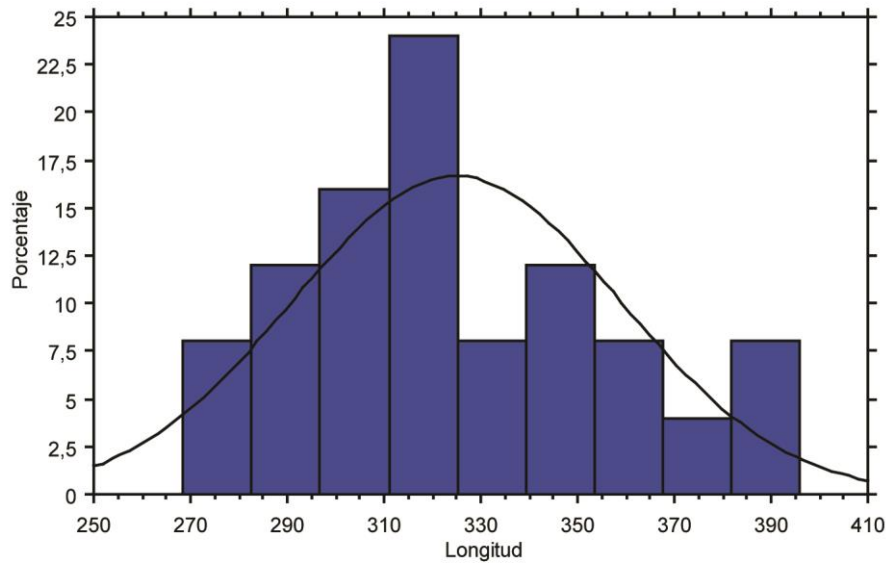


Figura 88. Histograma de la longitud del húmero.

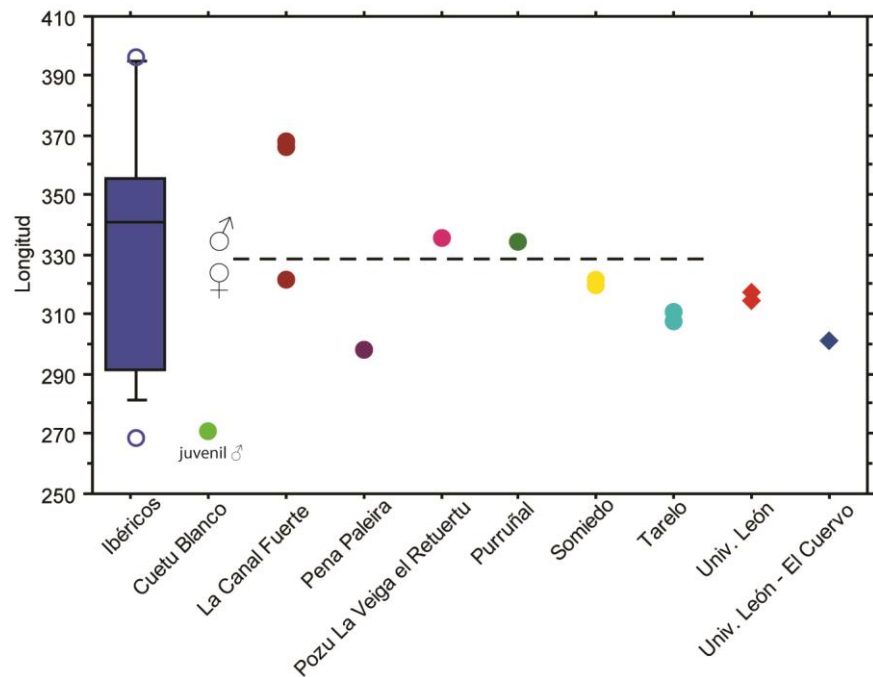


Figura 89. Diagrama de cajas de la longitud del húmero frente a los individuos a estudio.

En la longitud se observa una gran moda (Figura 88), formada por hembras y en donde también se sitúan los machos actuales, los cuales presentan una longitud menor que algunas hembras. En el histograma no se observa dimorfismo sexual, pero se puede deber al tamaño muestral y a la proporción de sexos presente en la muestra.

Cuando observamos las medidas por separado (Figura 89), podemos llegar a separar sexos en cuanto a longitud, sin embargo, parece que la diferencia entre machos y hembras no es muy elevada. El macho juvenil de Cuetu Blanco se sitúa entre los más cortos de toda la



muestra de osos ibéricos, sin embargo, pertenece a un individuo en crecimiento por lo que esta medida no representa su tamaño definitivo.

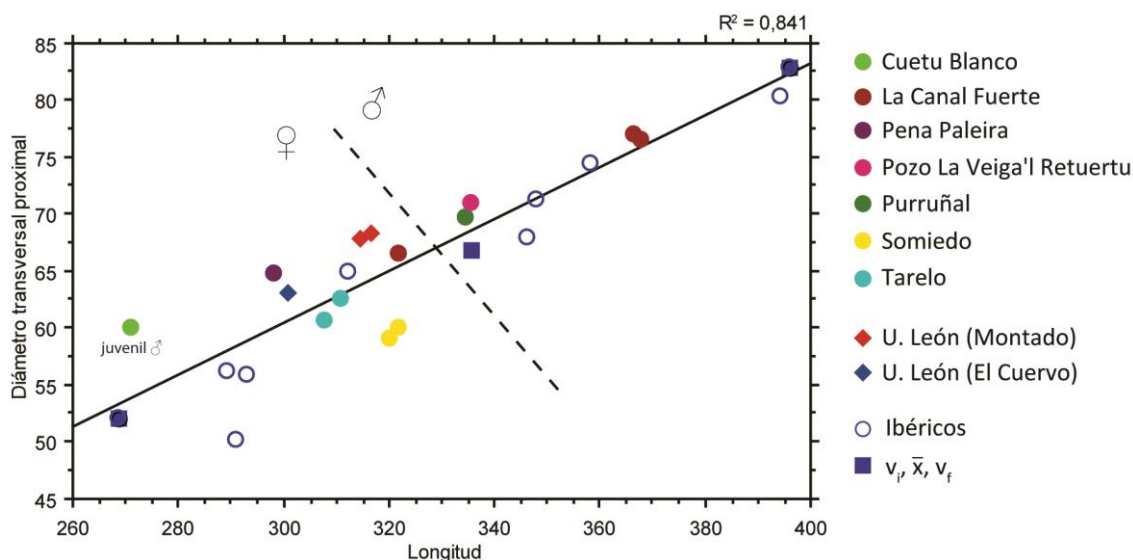


Figura 90. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal proximal del húmero.

Se ajusta muy bien a una recta. Los machos actuales se sitúan con las hembras. Se aprecia dimorfismo sexual. Los machos serían el de La Canal Fuerte, Purruñal y Pozo La Veiga'l Retuertu. El juvenil, a pesar de ser un macho cae entre las hembras porque todavía se encuentra en su etapa de crecimiento, pero sí se observa que en comparación con hembras de diámetro transversal proximal de tamaño similar este es mucho más corto, es decir, más robusto.

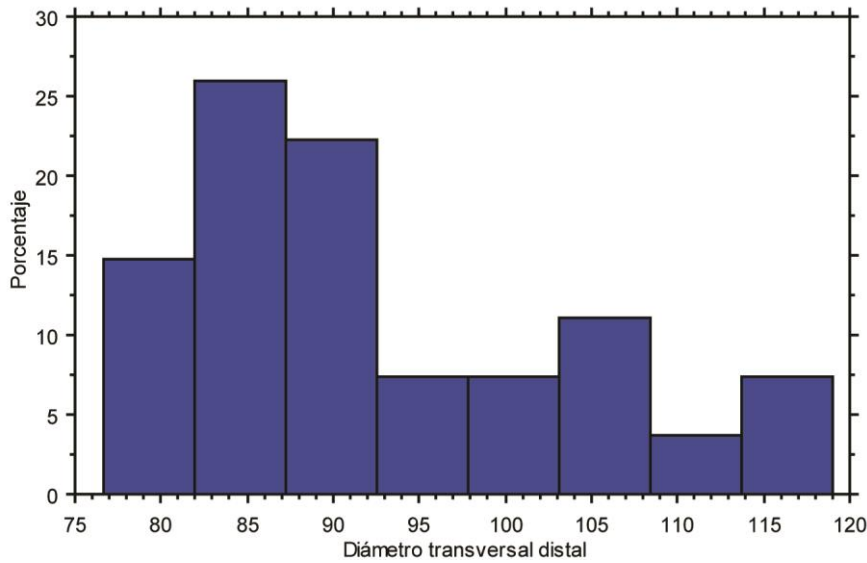


Figura 91. Histograma del diámetro transversal distal.

Según este histograma no se percibe bimodalidad y por tanto no habría dimorfismo sexual. Lo que sí se observa es que la mayor parte de la muestra se concentra en la izquierda de la distribución. Parece que las hembras tienen una menor variación, y además de las hembras en esta zona nos encontramos con los machos actuales y el subadulto. Según esto, el húmero de Arcoia pertenecería a un macho.

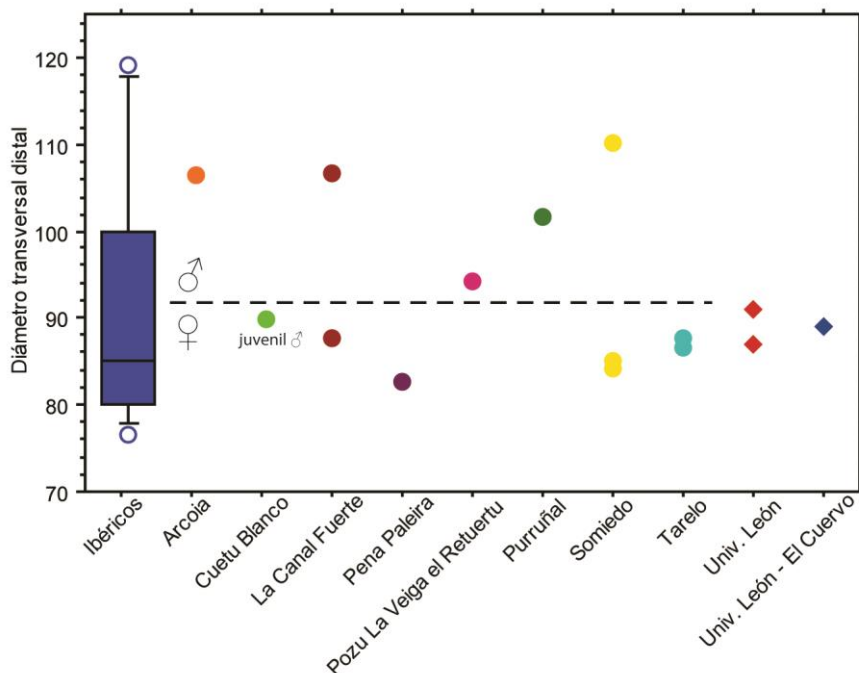


Figura 92. Diagrama de cajas del diámetro transversal distal frente a los individuos a estudio.

Además de lo visto en el histograma, cabe destacar que el juvenil presenta el mismo diámetro transversal distal que los machos adultos actuales de la muestra. El húmero de Arcoia, se sitúa claramente con los machos. Por su gran tamaño no parece pertenecer al cráneo de Arcoia, cuyo tamaño oscila entre los de los machos más pequeños y las hembras más grandes.

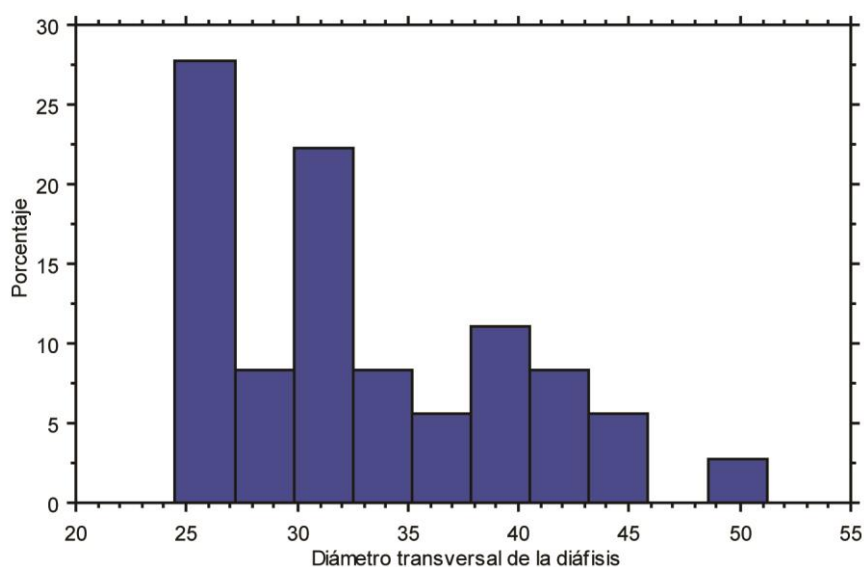


Figura 93. Histograma del diámetro transversal de la diáfisis.

Se aprecia una clara bimodalidad. La moda de la izquierda comprende a las hembras y al juvenil, y la otra moda a los machos.

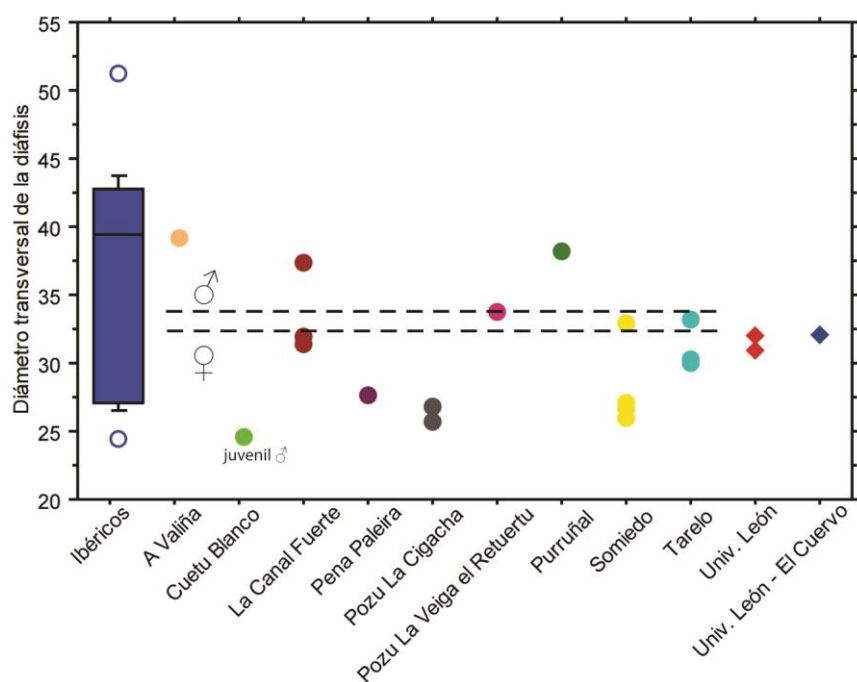
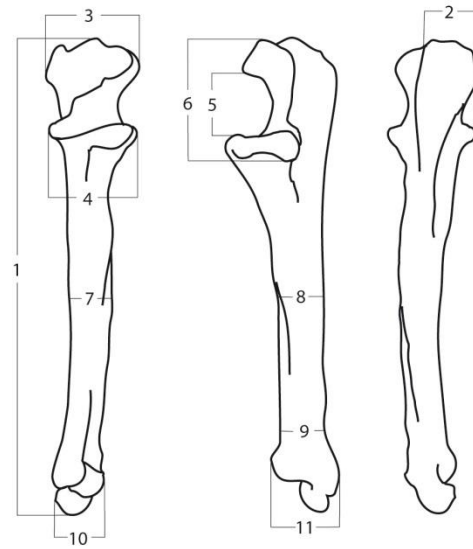


Figura 94. Diagrama de cajas del diámetro transversal de la diáfisis frente a los individuos a estudio.

No es fácil separar machos de hembras. Los que son machos claramente son A Valiña, La Canal Fuerte, Pozu La Veiga'l Retuertu y Purruñal. En cuanto al diámetro de la diáfisis también podrían pertenecer a machos TA-117 y SH5-97-AD26-001, aunque no está muy claro al carecer de otras medidas. Los dos individuos de Pozu la Cigacha también serían subadultos por lo que su tamaño todavía no es definitivo.

### I.3.3. Ulna

(1) Longitud; (2) diámetro transversal del olecranon; (3) diámetro anteroposterior del olecranon; (4) diámetro transversal de la articulación proximal; (5) diámetro interior de la incisura semilunaris; (6) diámetro exterior de la incisura semilunaris; (7) diámetro transversal de la diáfisis; (8) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (9) diámetro anteroposterior de la diáfisis mínimo; (10) diámetro transversal distal; (11) diámetro anteroposterior distal



NMI: 16 fósiles + 2 actuales

Tabla 41. Medidas de la ulna de *U. arctos* (1ª parte).

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
AR	S	ARLU-14				48,69	27,55	64,37		
CB	S	CB-001					28,87		15,18	24,94
CB	D	CB-002							15,12	22,61
CF	S	LCF-010-1996	370,00	37,72	71,94	54,33	36,01	78,69	23,07	34,09
CF	D	LCF-163							23,84	32,47
CF	D	LCF-164							14,15	27,70
EI	D	EIX-009	322,50	33,86	63,44	41,86	37,38	62,75	19,26	28,64
PC	D	CGLL-050				48,02	26,36	17,59		
PC	D	CGLL-051				48,83	26,57	17,24		
PC	S	CGLL-053				52,71	39,02		16,61	28,29
PC	S	CGLL-054				50,22			17,13	27,51
PP	D	SIPA-4	304,50	39,37	53,46	37,54	29,85	61,19	18,45	29,81
PP	S	SIPA-62							17,96	25,08
PP	D	SIPA-63								
PP	S	SIPA-182				52,87				
PU	S	Pur-Lu-18	349,00						23,47	39,29
SO	D	SH5-97-T29-11	329,50	30,28	57,03	46,54	30,27	64,97	15,51	24,55
SO	D	SH5-97-T29-091				45,67	28,81		20,38	26,65
SO	D	SH5-97-AB25-002		41,54	72,82	59,56	32,64	75,97	30,79	30,96
SO	S	SH5-97-T29-27	331,75	30,19	55,75	45,48	32,45	71,34	16,21	24,58
SO	D	SH5-98-S28-065								
TA	D	TA-Lu-c-4							20,89	28,69
LE1	D		336,55	31,73		49,63		77,51	20,07	29,99
LE1	S		338,05	32,33		49,15		75,30	20,07	28,20
LE2	D	El Cuervo	316,80	39,02		37,69		64,39	20,22	29,35

Tabla 42. Medidas de la ulna de *U. arctos* (2ª parte).

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11
AR	S	ARLU-4			
CB	S	CB-001	22,37		37,59
CB	D	CB-002	22,81	26,22	38,22

CF	S	LCF-010-1996	28,04	31,01	43,10
CF	D	LCF-163	27,42	26,37	40,79
CF	D	LCF-164	22,13	20,39	35,07
EI	D	EIX-009	22,82	19,38	36,09
PC	D	CGLL-050			
PC	D	CGLL-051			
PC	S	CGLL-053	26,44	28,45	39,90
PC	S	CGLL-054			
PP	D	SIPA-4	21,82	22,85	32,70
PP	S	SIPA-62			
PP	D	SIPA-63	21,57	19,14	32,48
PP	S	SIPA-182			
PU	S	Pur-Lu-18	27,72	28,98	40,59
SO	D	SH5-97-T29-11	20,81	24,59	33,68
SO	D	SH5-97-T29-091			
SO	D	SH5-97-AB25-002			
SO	S	SH5-97-T29-27	20,67	24,45	33,29
SO	D	SH5-98-S28-065		30,08	44,40
TA	D	TA-Lu-c-4	22,55	23,16	35,74
LE1	D		23,12	21,33	34,24
LE1	S		23,48	20,85	35,32
LE2	D	El Cuervo	23,32	19,58	34,04

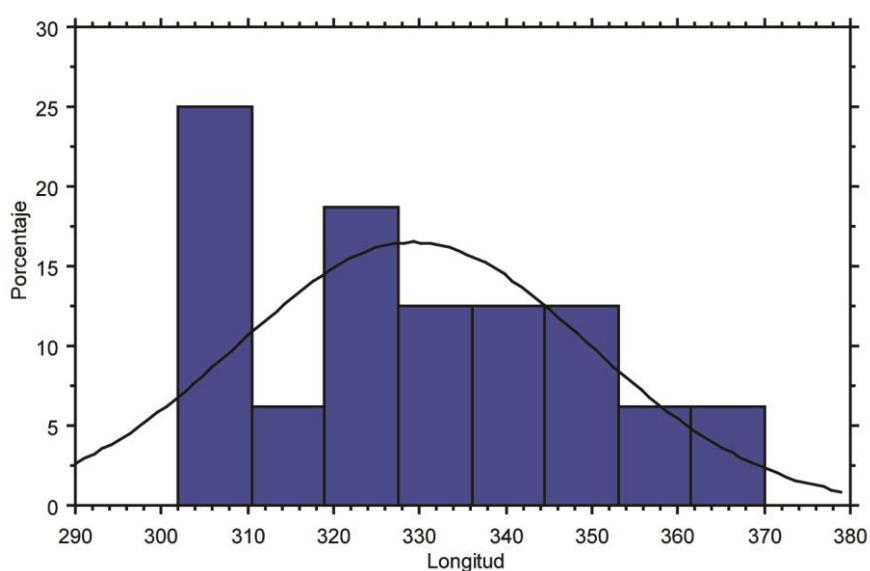


Figura 95. Histograma de la longitud

Se aprecia una cierta bimodalidad. La moda inferior sería la de las hembras, y la mayor la de los machos. Parece más numerosa la de las hembras, sin embargo, los machos actuales caen aquí también. Al haber tan pocos datos, influye en los resultados de los histogramas que un individuo esté representado por una o por sus dos ulnas.

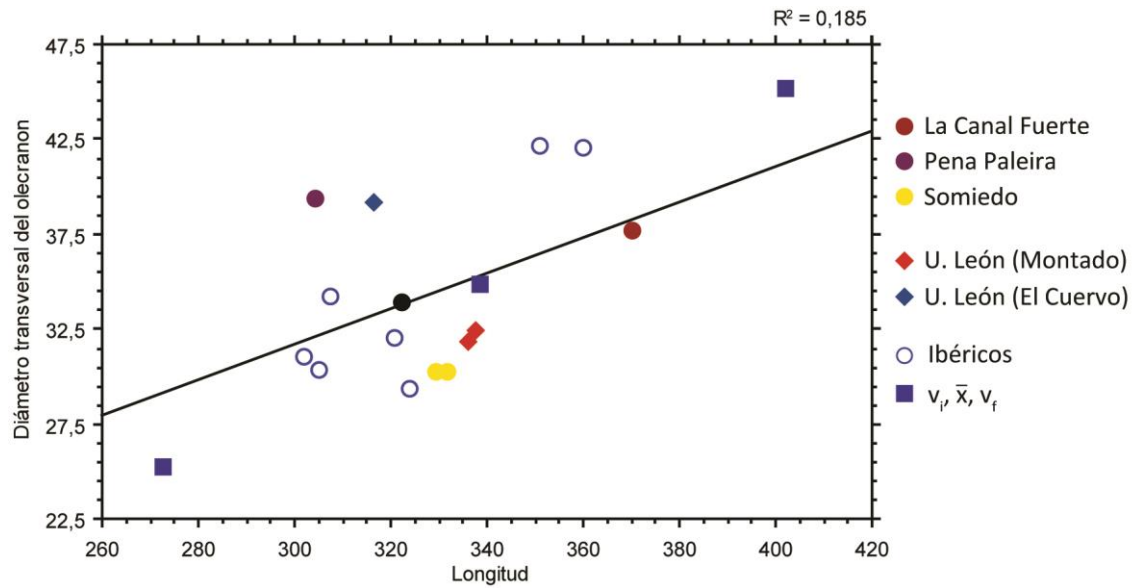


Figura 96. Gráfica bivariada de la longitud de la ulna frente al diámetro transversal del olecranon

Los datos que hemos analizado no se ajustan bien a una recta, sin embargo los estadísticos sí que parecen hacerlo. SIPA-4 pertenece a una hembra pequeña, y queda junto al individuo de El Cuervo, y el otro individuo de la universidad de León cae junto a otra supuesta hembra de Somiedo. Parece que para las extremidades, estos individuos se sitúan junto a las hembras. Por donde está el individuo de La Canal Fuerte es por donde se tendrían que situar los machos.

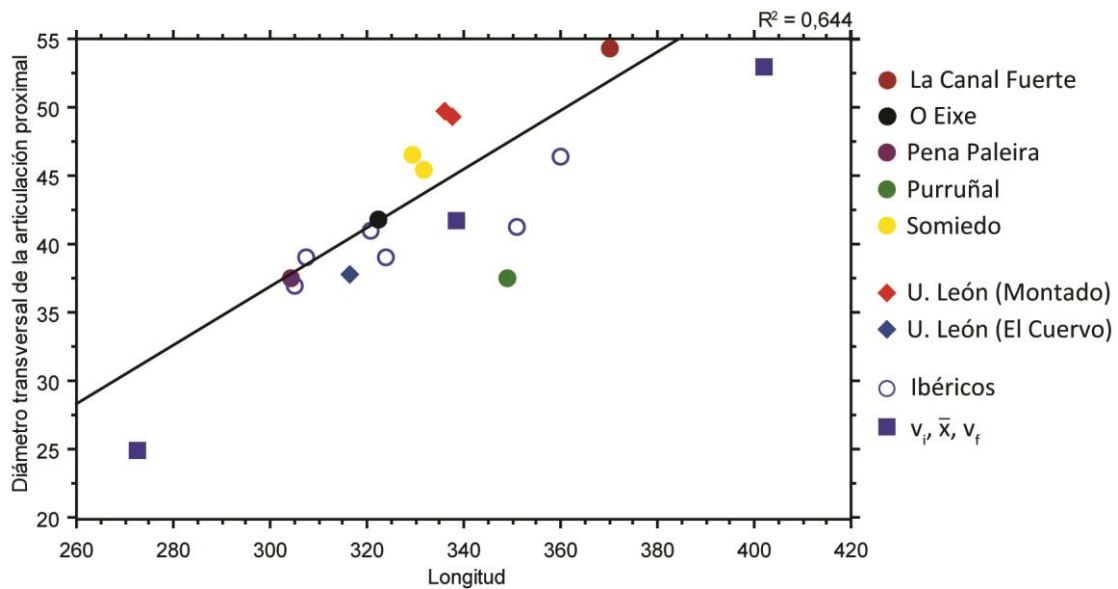


Figura 97. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la articulación proximal de la ulna.

Las ulnas medidas en este trabajo se agrupan en el centro de la distribución. Un diámetro más ancho nos indica una mayor robustez si la longitud es en proporción menor. La longitud aumenta mucho más en proporción que el diámetro transversal. Purruñal, que es un macho de edad avanzada, tiene el mismo diámetro de la articulación proximal que una de las

hembras de Pena Paleira. También lo que se observa aquí es que el rango de variación del diámetro de la articulación es mucho menor que la longitud. El aumento de tamaño de la ulna no es isométrico.

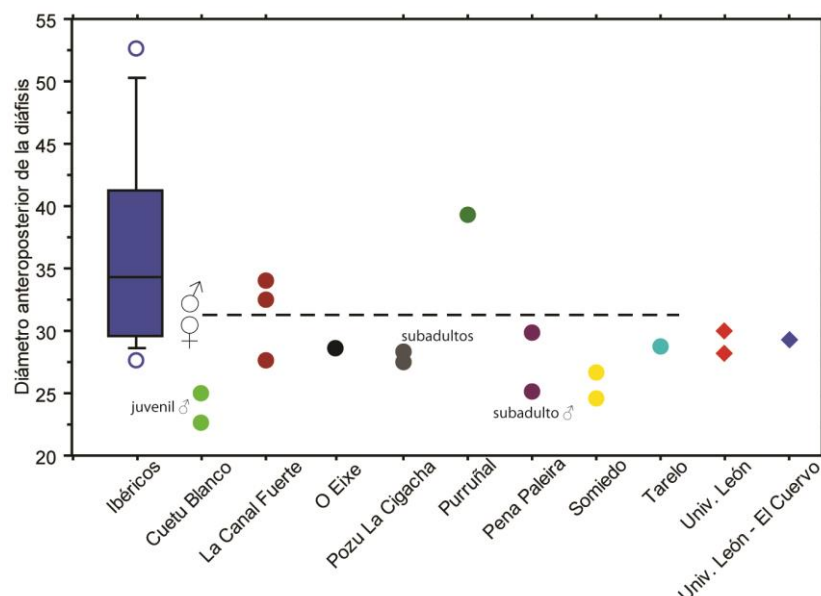


Figura 98. Diagrama de cajas de la muestra ibérica y las ulnas medidas en este trabajo.

El crecimiento de los huesos largos se produce primero en longitud para posteriormente engrosarse. Es por esto, que individuos todavía en crecimiento, tendrán un diámetro menor al correspondiente a su sexo, como sucede con el subadulto de 4-5 años de Pena Paleira, el juvenil de 1 año de Cuetu Blanco y los dos subadultos de La Cigacha (3 y 3-4 años), donde ninguno de los dos tienen fusionada ninguna de las epífisis, ya que dicha fusión empieza a partir de los 5 años. Las medidas de comparación del diámetro de la diáfisis de (de Torres Pérez-Hidalgo (1984) tienden a ser en general más grandes.

### I.3.4. Radio

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal articular distal; (9) diámetro anteroposterior de la articulación distal; (10) diámetro transversal del collum

NMI: 13 fósiles + 2 actuales

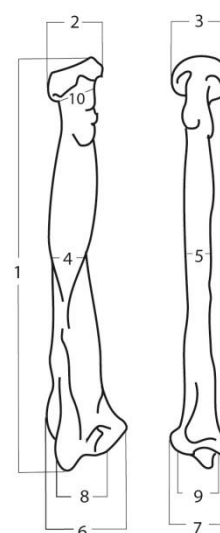


Figura 99. Medidas tomadas en el radio.

Tabla 43. Medidas del radio de *U. arctos* (1ª parte).

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
CB	S	CB-004	251,50	40,77	31,24	19,97	13,48	54,45	34,98	39,54
CB	D	CB-005		40,28	32,38	21,52	15,78		35,01	39,57
CF	D	LCF-008-1996	331,10	46,37	36,96	31,92	19,34	66,13	41,14	42,78
CF	S	LCF-101		47,45	35,64				39,13	42,40
CF	S	LCF-009-1996	332,20	44,89	37,23	31,62	19,27	66,84	40,65	41,71
CF	D	LCF-96-037				30,56	17,46	65,68	39,59	43,48
CF	D	LCF-96-038	276,80	38,52	29,06	24,86	14,10	53,98	31,58	36,95
EI	S	EIX-004		38,17		24,36	14,21			
PC	S	CGLL-043	261,45	40,76	27,63	22,63	14,45	55,91	35,42	37,31
PP	D	SIPA-3				25,63	16,00	55,25	32,19	41,84
PP	D	SIPA-113				26,16	16,47			
PU	D	Pur-Lu-19	306,50	43,74	39,52	27,31	16,95	62,82	38,25	41,79
PU	S	Pur-Lu-20	303,00	43,56	37,88	29,93	16,17	58,73	40,43	44,61
SO	S	1996-SH5-001	292,40	35,34	32,04	20,82	14,16	52,76	32,56	32,76
SO	D	SH5-97-V28-001	290,95	35,46	31,05	22,32	14,05	52,49	32,05	31,50
SO	S	SH5-98-S28-035	320,55	44,45	36,01	30,38	15,34	65,81	41,75	44,01
SO	D	SH5-98-S29-011						55,29	32,95	31,75
SO	S	SH5-98-U30-012	291,10	37,33	33,79	25,11	15,60	57,61	33,88	37,54
TA	D	TA-Lu-c-5	276,05	37,21	30,28	25,24	13,69	54,92		37,86
TA	S	TA-Lu-c-6	274,85	37,18	28,40	26,78	12,55	55,41	32,77	38,31
LE1	D		275,20	33,67	39,10	27,55	18,22	56,53	36,19	32,73
LE2	D	El Cuervo	274,00	34,21	36,15	28,41	18,46	50,34	32,48	

Tabla 44. Medidas del radio de *U. arctos* (2ª parte).

Cueva	Lado	Sigla	9	10
CB	S	CB-004	25,85	26,91
CB	D	CB-005	29,97	27,48
CF	D	LCF-008-1996	25,33	29,66
CF	S	LCF-101	25,17	30,68
CF	S	LCF-009-1996	25,47	31,09
CF	D	LCF-96-037	23,81	
CF	D	LCF-96-038	22,16	16,84
EI	S	EIX-004		22,40
PC	S	CGLL-043	26,27	16,18
PP	D	SIPA-3	26,85	
PP	D	SIPA-113		
PU	D	Pur-Lu-19	25,47	26,36
PU	S	Pur-Lu-20	25,57	26,15
SO	S	1996-SH5-001	21,63	20,92
SO	D	SH5-97-V28-001	21,07	20,46
SO	S	SH5-98-S28-035	25,98	27,42
SO	D	SH5-98-S29-011	22,44	
SO	S	SH5-98-U30-012	23,07	23,60
TA	D	TA-Lu-c-5	21,98	24,19
TA	S	TA-Lu-c-6	22,71	23,24
LE1	D		27,06	25,40
LE2	D	El Cuervo	-	29,09



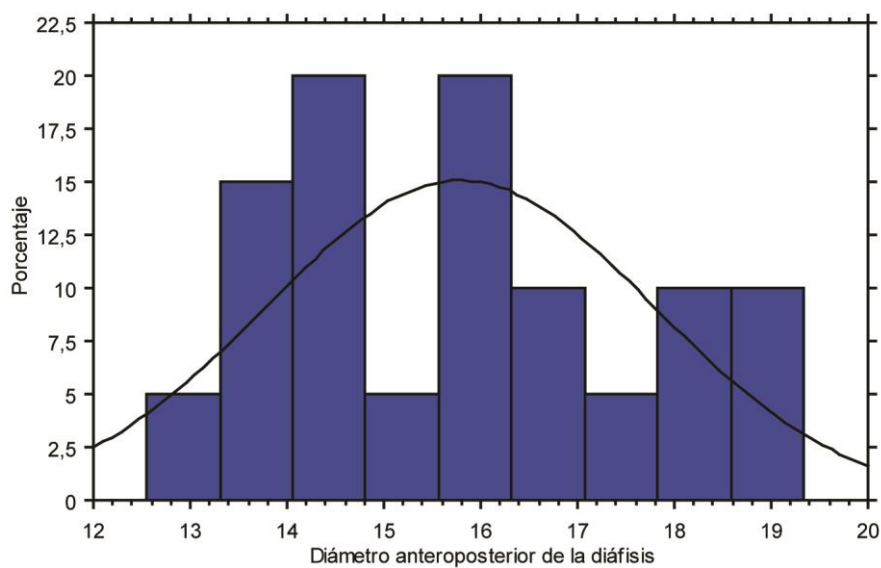


Figura 100. Histograma del diámetro anteroposterior de la diáfisis.

Según este histograma, el diámetro anteroposterior del radio parece ser un carácter claramente dimórfico, con una distribución bimodal. La moda inferior pertenecería a las hembras y la superior a los machos.

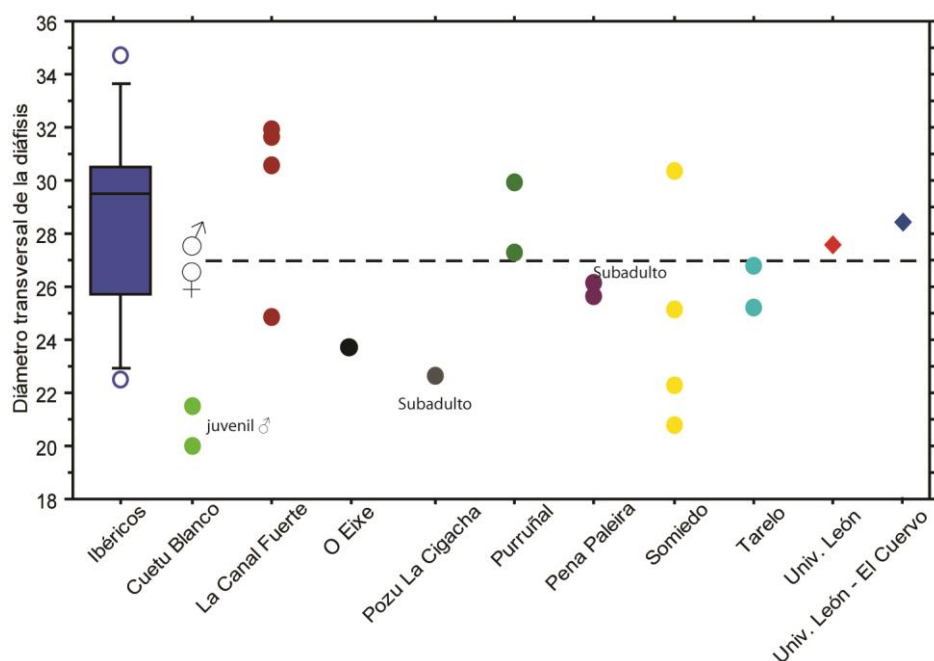


Figura 101. Diámetro transversal de la diáfisis del radio.

Esta medida parece indicativa de dimorfismo sexual, separando machos de hembras. Los subadultos vuelven a situarse con las hembras.

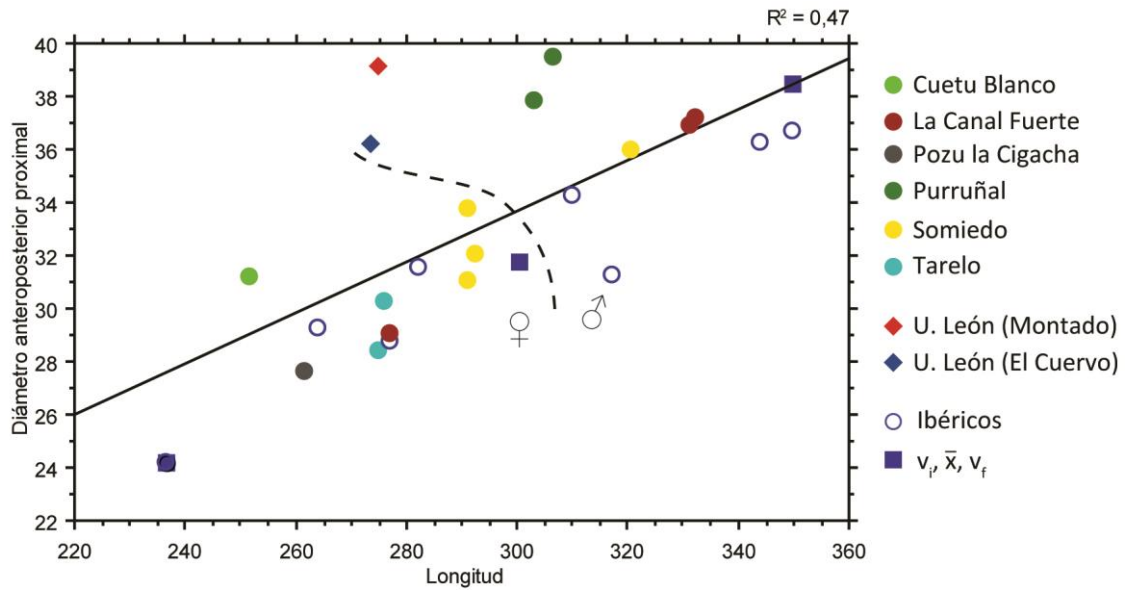


Figura 102. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro anteroposterior proximal.

No se ajusta mal a una recta. Los osos pardos actuales se sitúan con las hembras en cuanto a longitud, sin embargo su radio tiene un diámetro anteroposterior comparable al de los otros machos. Aunque su tamaño general sea menor existen rasgos de machos que sí conservan como una mayor robustez en huesos del mismo tamaño y los rasgos dimórficos del cráneo.

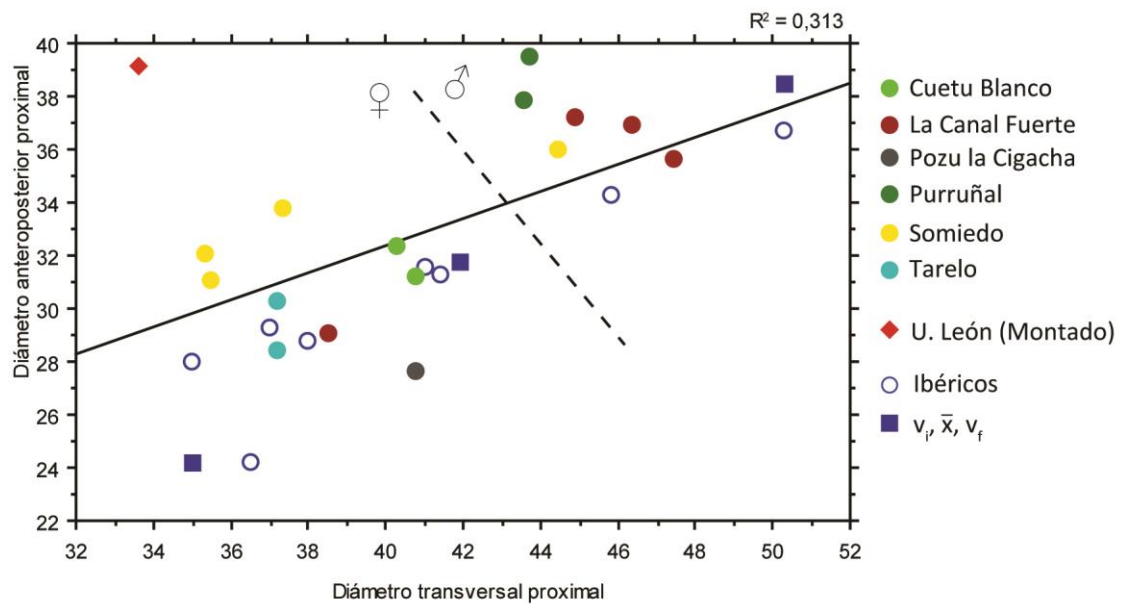


Figura 103. Gráfica bivariada del diámetro transversal proximal frente al diámetro anteroposterior proximal.

Estas medidas se han enfrentado para poder observar como son los huesos que carecen de la medida de la longitud. Se puede ver que existe dimorfismo sexual, aunque juveniles como Cuetu Blanco y subadultos como La Cigacha se sitúan con las hembras. El oso

actual de la Universidad de León tiene una posición extraña, teniendo un diámetro anteroposterior proximal de macho y un diámetro transversal proximal de hembra.

### 1.3.5. Escafolunar

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior; (4) diámetro transversal de la articulación proximal; (5) diámetro anteroposterior de la articulación proximal; (6) diámetro transversal de la articulación distal; (7) diámetro anteroposterior de la articulación distal.

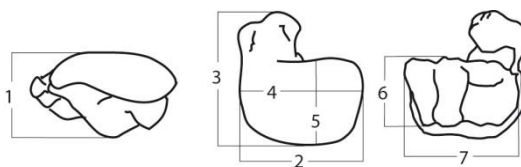


Figura 104. Medidas tomadas en el escafolunar.

NMI: 7 fósiles + 2 actuales

Tabla 45. Medidas del escafolunar de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7
CF	S	LCF-137	26,79	49,43	47,12	42,89	26,82	27,74	41,23
PP	S	SIPA-52	26,27	43,59	43,02	39,54	25,75	23,12	38,45
PP	D	SIPA-118	31,30	51,12	49,55	47,33	30,13	28,40	42,70
PU	D	PUR-80	27,69	49,08	47,78	46,86	28,81	29,40	44,20
SO	D	SH5-98-S28-089	33,14	50,86	54,39	49,46	30,75	30,13	48,41
SO	S	SH5-98-S28-100	33,23	51,51	53,10	50,66	31,80	30,93	47,45
SO	D	SH5-97-T29-25	25,83	42,62	41,15	37,37	24,87	23,67	33,31
SO	S	SH5-97-U29-079	24,34	42,35	40,64	37,05	24,87	23,95	33,17
TA	D	TA-Lu-c-34	26,65	44,33	42,01	39,28	23,71	23,04	36,33
LE1	D			42,42	45,89	41,56	27,61		
LE1	S			42,81	44,57	43,00	33,02		
LE2	D	El Cuervo	25,31	39,95	37,11	39,24	24,97	25,23	

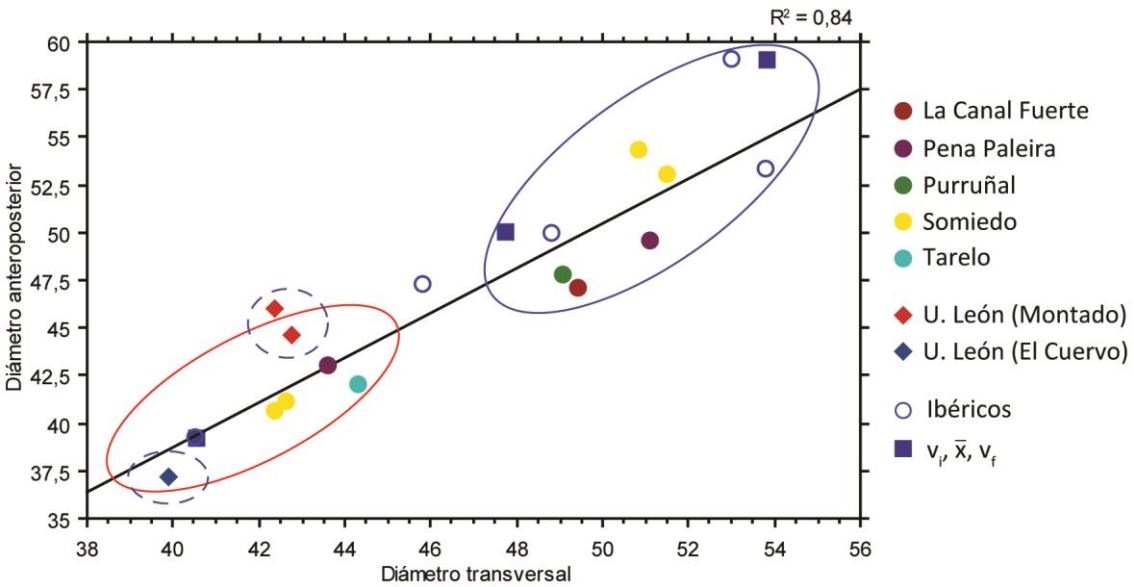
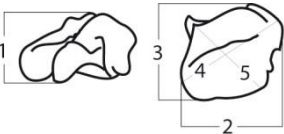


Figura 105. Gráfica bivariada del diámetro transversal frente al diámetro anteroposterior del escapolunar.

Se ajusta muy bien a una recta ( $R^2=0,84$ ). Los machos y las hembras fósiles se separan bien, sin embargo, los osos pardos actuales machos se sitúan con las hembras.

1.3.6. Piramidal

- (1)Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior;  
(4) longitud máxima; (5) anchura máxima.



NMI: 4 fósiles

Figura 106. Medidas tomadas en el piramidal.

Tabla 46. Medidas del piramidal de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5
PP	D	SIPA-124	18,16	34,51	28,51	36,12	30,13
PP	S	SIPA-125	18,12	34,75	29,22	36,13	30,09
TA	S	TA-Lu-c-36	17,67	29,62	25,51	33,33	30,28
SO	D	SH5-98-S28-054	21,24	33,34	38,71	42,52	37,68
SO	D	SH5-97-T29-083	14,36	24,9	29,62	30,97	27,16
SO	S	SH5-97-U29-27	14,94	24,09	29,1	30,58	27,21

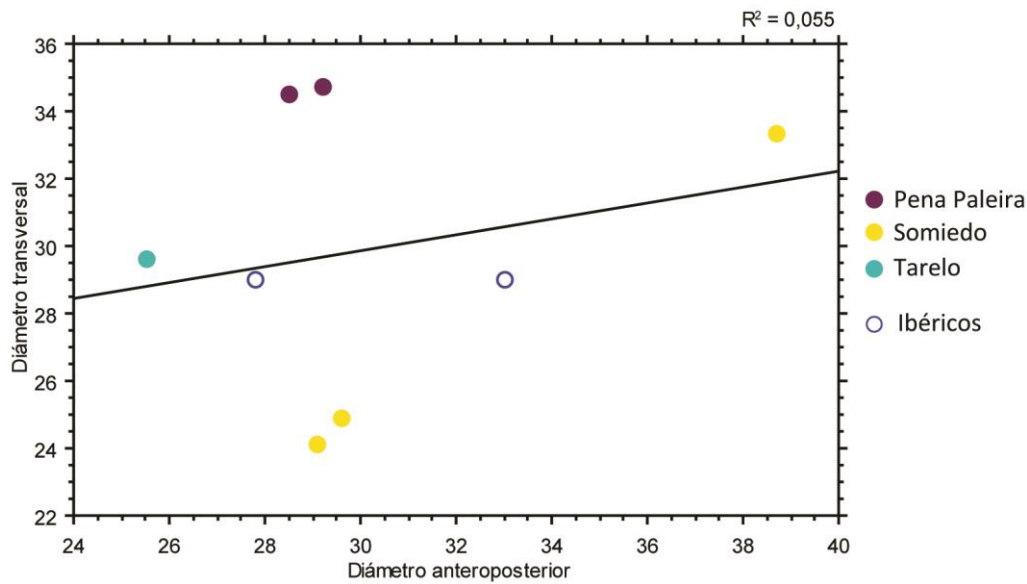


Figura 107. Gráfica bivariada del diámetro anteroposterior del piramidal frente al diámetro transversal.

No se ajusta a una recta. Los restos medidos son pocos, además de sólo se han podido comparar con dos individuos ibéricos de la muestra de de Torres Pérez-Hidalgo (1984). En la parte superior de la gráfica nos encontramos al macho subadulto de Pena Paleira y al macho de Somiedo, y en la parte inferior una hembra de Somiedo. En el centro se sitúan los dos restos ibéricos de comparación junto con un resto de Tarelo. No se podría llegar a decir si este resto pertenece al macho subadulto o a alguna de las hembras ya que tampoco conocemos el sexo de los individuos de comparación.

### 1.3.7. Pisiforme

(1) Longitud; (2) longitud mínima; (3) diámetro tuber; (4) diámetro transversal de la articulación; (5) diámetro anteroposterior de la articulación; (6) diámetro transversal diámetro mínimo.

NMI: 5 fósiles + 2 actuales

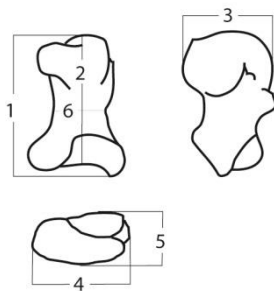


Figura 108. Medidas tomadas en el pisiforme.

Tabla 47. Medidas en el pisiforme de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6
CF	D	LCF-139	49,76	43,44	24,84	29,51	16,38	17,44
PU	S	PUR-83	48,32	40,27	24,77	27,39	17,04	15,16
SO	D	SH5-98-S28-072	50,23	45,89	26,73	31,54	19,93	18,31
SO	D	SH5-97-T29-32	35,81	32,45	18,28	24,63	16,50	14,98
SO	S	SH5-98-T30-006	35,66	32,86	18,67	24,11	15,70	13,94
TA	D	TA-Lu-c-32	40,39	35,43	21,24	26,45	14,44	
LE1	D		42,67	33,60	24,81	26,91	18,82	17,85

LE1	S		41,11	21,73	26,75	15,83	16,27
LE2	D	El Cuervo	39,81	21,20	23,62	15,17	15,24

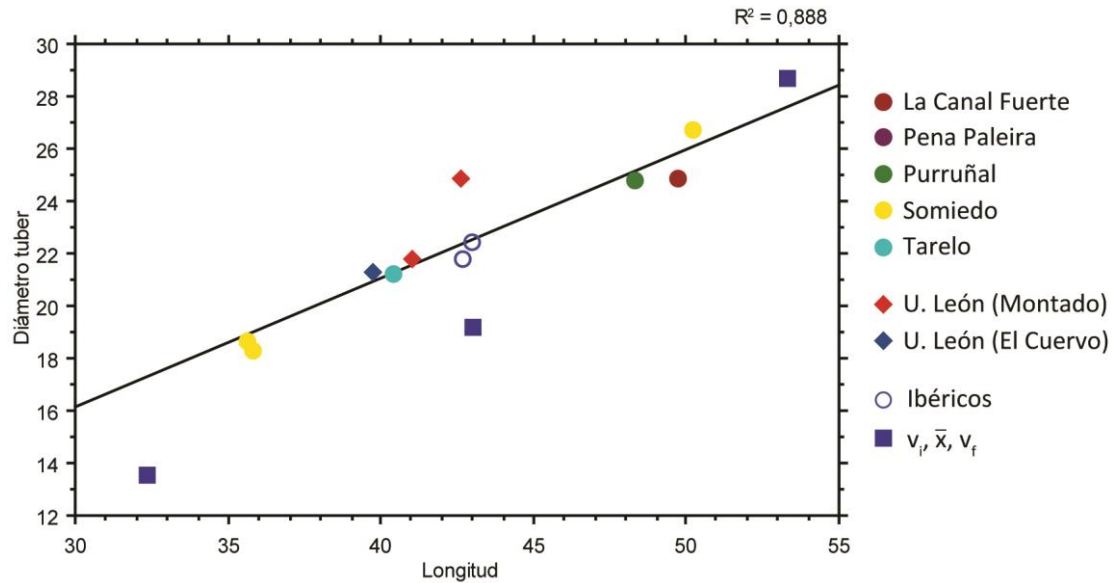


Figura 109. Gráfica bivariada de la longitud del pisiforme frente al diámetro del tuber.

Se ajusta muy bien a una recta ( $R^2=0,888$ ). En la parte superior derecha de la gráfica se sitúan los machos (Somiedo, Purruñal y La Canal Fuerte). En la parte inferior y media, las hembras de Tarelo y Somiedo. Los dos machos actuales se localizan con las hembras.

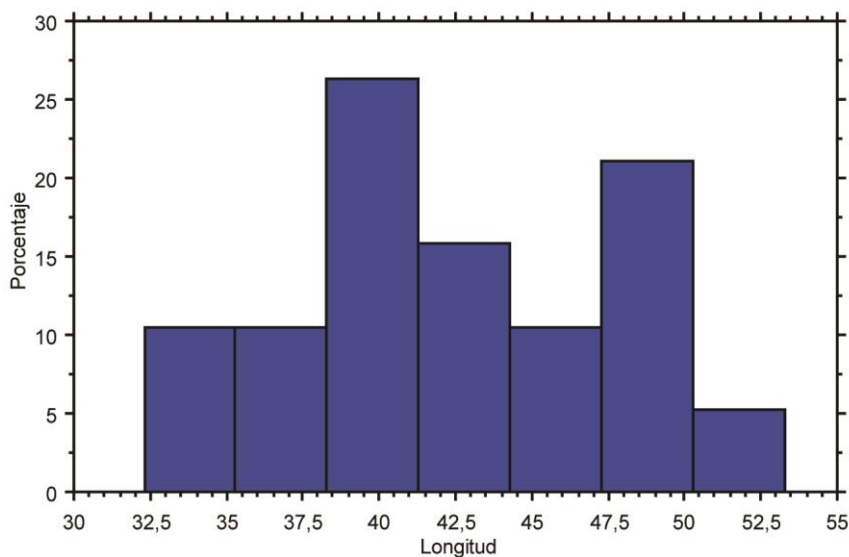


Figura 110. Histograma de la longitud del pisiforme.

En el histograma se observan dos modas, una para los machos a la derecha y la principal a la izquierda que comprende las hembras y los machos actuales. A la falta de tener más datos, este carácter parece buen indicador de dimorfismo sexual.

I.3.8. Trapecio

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.

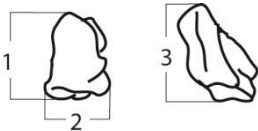


Figura 111. Medidas tomadas en el trapecio.

NMI: 1 fósil

Tabla 48. Medidas del trapecio de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
SO	D	SH5-998-S28-071	19,01	27,89	25,55
SO	S	SH5-98-S28	18,41	26,56	23,79

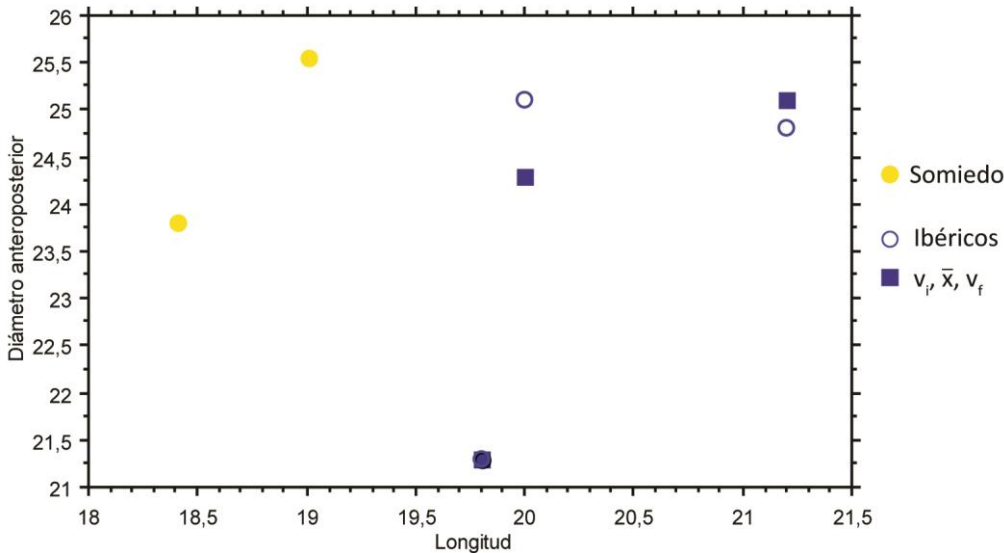


Figura 112. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro anteroposterior del trapecio.

Debido a la escasez de datos, tanto los medidos por mí como los de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) es difícil sacar una conclusión, aunque lo que sí parece es que al menos en cuanto a longitud, los de Somiedo son más pequeños que la muestra ibérica.

I.3.9. Hueso Grande

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.

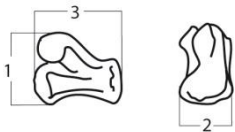


Figura 113. Medidas tomadas en el hueso grande.

NMI: 2 fósiles

Tabla 49. Medidas del hueso grande de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
SO	D	SH5-98-S28-065	29,18	19,85	31,19
SO	S	SH5-98-S28-101	27,33	19,07	29,38
SO	S	SH5-97-U29-080	21,77	14,38	24,23

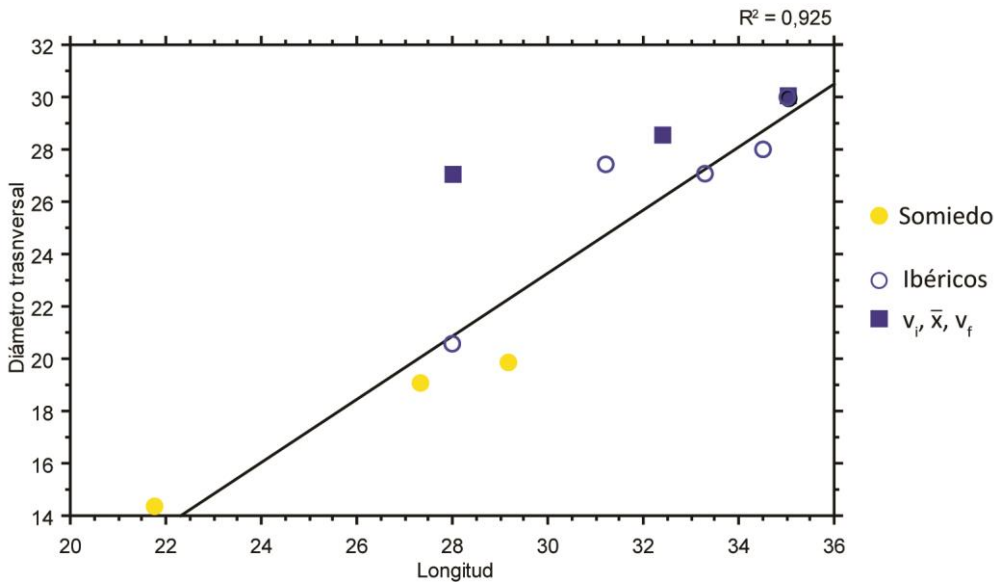


Figura 114. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal del hueso grande.

Se ajusta muy bien a una recta ( $R^2 = 0,925$ ). En la muestra de Somiedo hay al menos dos individuos, los cuales podrían ser hembras. Si lo comparamos con los valores de de Torres Pérez-Hidalgo (1984), su muestra consta de individuos grandes, por lo que podrían ser machos a excepción de uno que cae próximo a Somiedo.

1.3.10. Trapezoide

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.

NMI: 2 fósiles

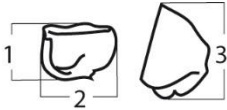


Figura 115. Medidas tomadas en el trapezoide.

Tabla 50. Medidas del trapezoide de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
PP	S	SIPA-102	14,12	20,30	21,19
PP	D	SIPA-123	13,35	18,35	22,09
PU	S	PUR-83	14,65	18,48	21,88



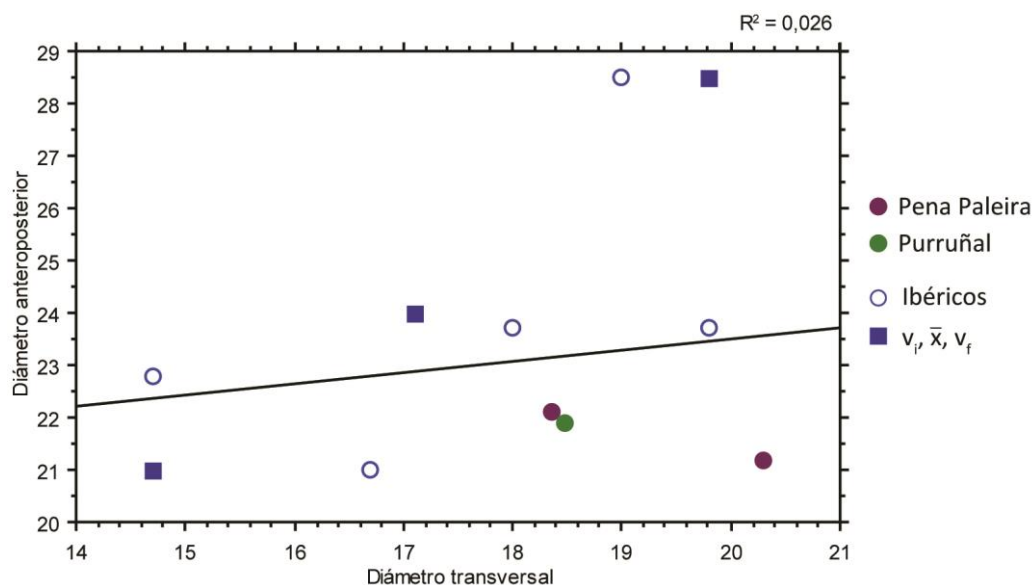


Figura 116. Gráfica bivariada del diámetro transversal frente al diámetro anteroposterior del trapezoide.

Para el trapezoide la muestra es escasa. En este trabajo se han medido 3 trapezoides procedentes de 2 individuos, y la de Trino de 5 restos. Los valores se dispersan por toda la gráfica por lo que no se puede ajustar a una recta. Quizás esto se puede deber a un problema de diferencias en la toma de medidas o a la propia variación de los restos, pero con un tamaño de muestra tan pequeño es difícil de saberlo.

### 1.3.11. Ganchudo

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.

NMI: 7 fósiles

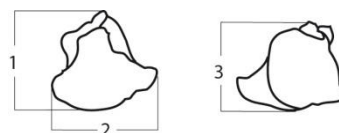


Figura 117. Medidas tomadas en el ganchudo.

Tabla 51. Medidas del ganchudo de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
CF	D	LCF-141	33,07	30,89	27,84
CF	D	LCF-142	27,10	26,63	22,54
PP	S	SIPA-109	33,10	27,48	25,48
PP	D	SIPA-111	32,17	26,44	23,62
PU	D	Pur-Lu-33	35,37	30,10	27,73
SO	D	SH5-98-S28-064	35,54	33,65	28,53
SO	D	SH5-97-T29-084	25,75	20,28	22,16
TA	D	TA-Lu-c-33	30,74	27,63	23,08

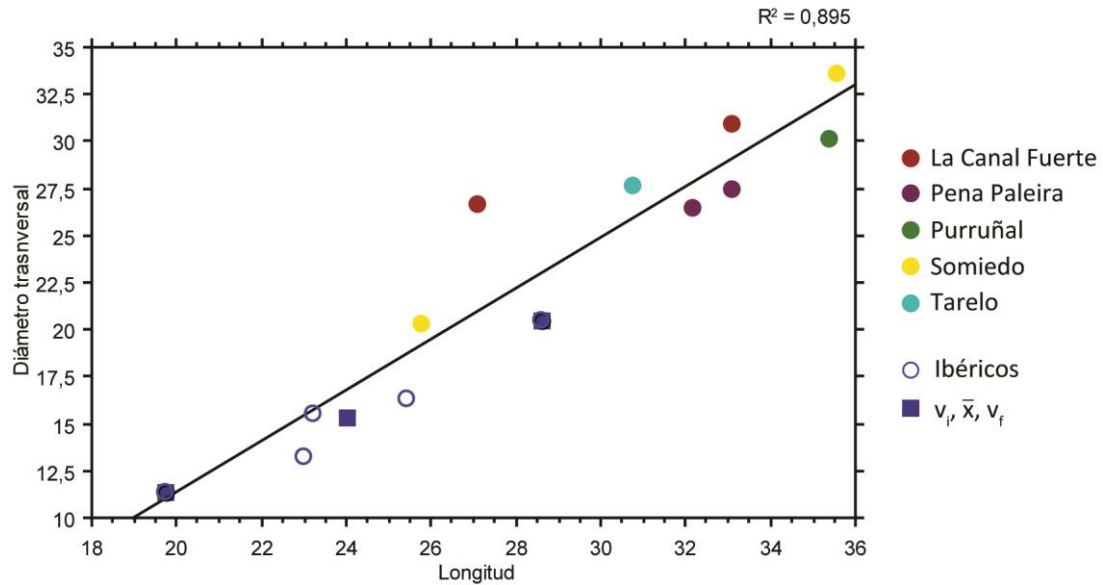


Figura 118. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal del ganchudo.

Se ajusta muy bien a una recta, sin embargo los valores son muy escasos, sobretodo en el caso de la muestra de ibéricos. Es salientable que los de dicha muestra son menores que los que yo he medido, provocando que los estadísticos sean también pequeños. En nuestra muestra tenemos individuos que son machos, como el de Purruñal y Pena Paleira, rodeados de otros restos de cuevas en las que también hay machos como La Canal Fuerte, Somiedo y Tarelo.

### 1.3.12. Primer metacarpiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro

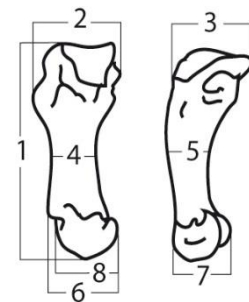


Figura 119. Medidas tomadas en el primer metacarpiano.

transversal distal x 100 / longitud).

NMI: 6 fósiles + 2 actuales

Tabla 52. Medidas del primer metacarpiano de *U. arctos*. \*= Patológico

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
PU	D	PUR-65	72,34	23,35	19,18	11,65	10,07	19,68	16,78	17,72	27,20
SO	D	SH5-98-S28-053	81,33	24,73	21,68	11,52	11,08	20,8	18,59	15,52	25,57
SO	D	SH5-97-T29-23	69,05	20,68	16,63	10,32	10,51	16,26	14,07	14,32	23,55
SO	S	SH5-97-AB25	63,13	19,87	18,95	9,05	10,15	15,96	13,33	12,79	25,28
SO	S	SH5-97-U29-3	70,15	20,28	17,56	10,07	8,34	16,13	14,36	11,48	22,99
SO	S	SH5-97-T29-5	62,90	17,96	21,37	9,52	9,91	16,49	13,23	11,70	26,22
TA	D	TA-Lu-c-26	67,51	21,07	17,64	8,77	8,61	16,15	15,30	9,79	23,92
TA	D	TA-201	73,99	20,58		10,74	11,20	17,88	13,92	13,52	24,17

<b>LE1*</b>	D		53,78	23,72	25,83		19,01	19,02	16,00	14,72	35,37
<b>LE1</b>	S		68,38	21,96	19,57	10,53	10,28	17,06	13,89	12,27	24,95
<b>LE2*</b>	D	El Cuervo	64,26	21,34	16,64	11,36	13,47	19,64	17,65	11,30	30,56

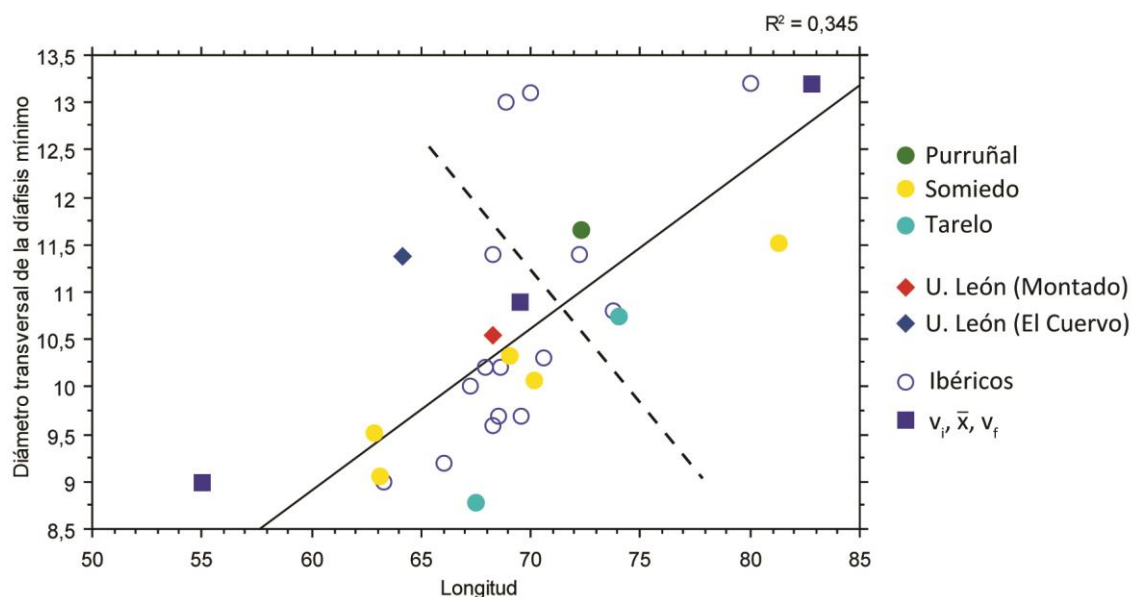


Figura 120. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del primer metacarpiano.

No se ajusta muy bien a una recta, sin embargo, parece que se pueden separar machos de hembras. Los machos actuales nuevamente se sitúan con las hembras, sobretodo en longitud, aunque en el diámetro se parece más a los machos.

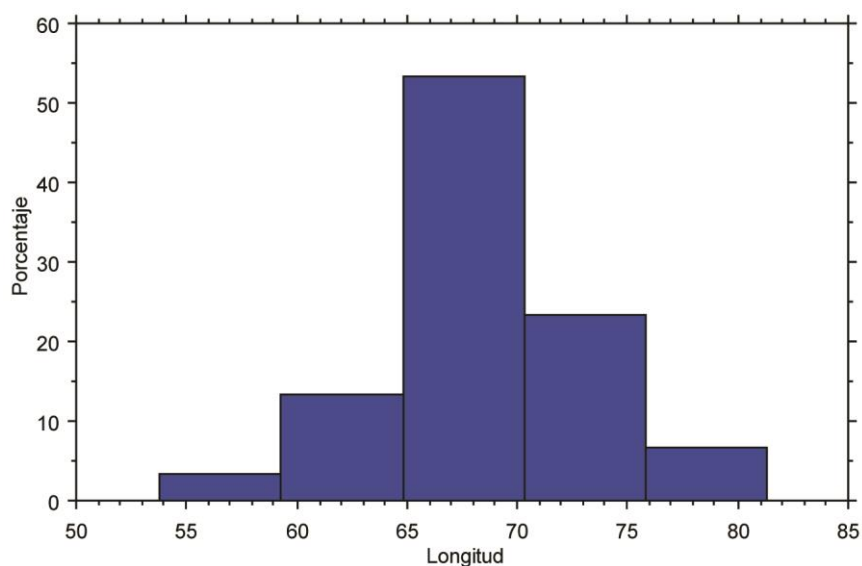


Figura 121. Histograma de la longitud del primer metacarpiano.

Hay solo una moda en la distribución. En esta moda se agrupan las hembras fósiles más grandes y los machos actuales.

### 1.3.13. Segundo metacarpiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro transversal distal x 100 / longitud).

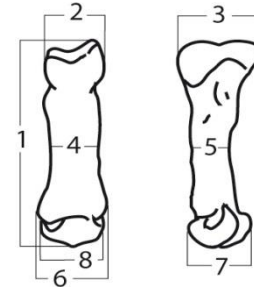


Figura 122. Medidas tomadas en el segundo metacarpiano.

NMI: 7 fósiles + 2 actuales

Tabla 53. Medidas del segundo metacarpiano de *U. arctos*. \*= Patológico

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CF	D	LCF-131	91,44	20,25	26,76	16,30	15,10	25,56	17,89	17,21	27,95
CF	S	LCF-132	90,74	16,69	27,64	13,91	15,27	22,59	18,55	17,01	24,90
CF	D	LCF-135	86,23	15,53	26,06	14,35	10,99	21,53	16,03	17,31	24,97
PC	S	CGLL-026		14,18	24,22	11,70	9,30	19,24			
PP	D	SIPA-89		14,12	22,27		9,31				
PU	S	PUR-67	79,65	15,51	25,60	11,88	13,03	20,80	18,17	15,94	26,11
SO	D	SH5-98-S28-052	89,43	16,69	25,78	13,10	11,97	22,47	20,34	17,89	25,13
SO	D	SH5-97-T29-21	77,18	13,60	20,70	11,38	11,26	18,25	16,93	14,81	23,65
SO	S	SH5-97-U29-4	77,15	13,73	21,01	11,74	10,92	18,02	15,18	14,49	23,36
LE1*	D		71,91	18,35	21,57	13,86	16,14	19,80	17,33	16,24	27,53
LE1	S		74,97	17,95	23,17	13,49	11,24	20,86	18,36	15,10	27,82
LE2*	D	El Cuervo	69,39	15,02		12,93	11,48	21,20	15,42	13,24	30,55

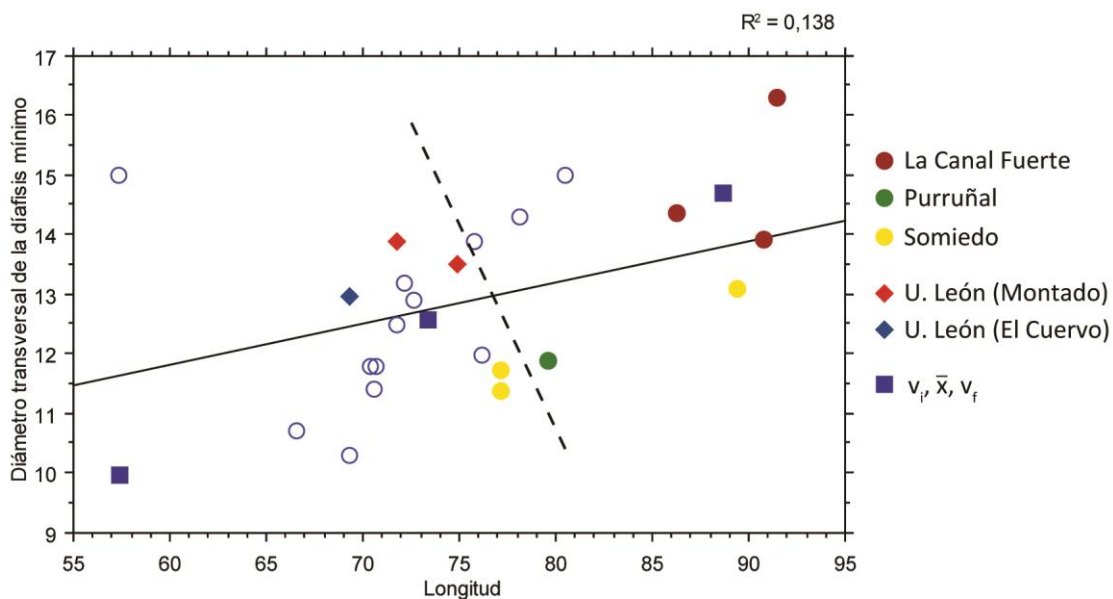


Figura 123. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del segundo metacarpiano.

No se ajusta muy bien a una recta. Se pueden separar machos de hembras, sin embargo los machos actuales se sitúan con las hembras, y el macho de Purruñal está muy cerca también.

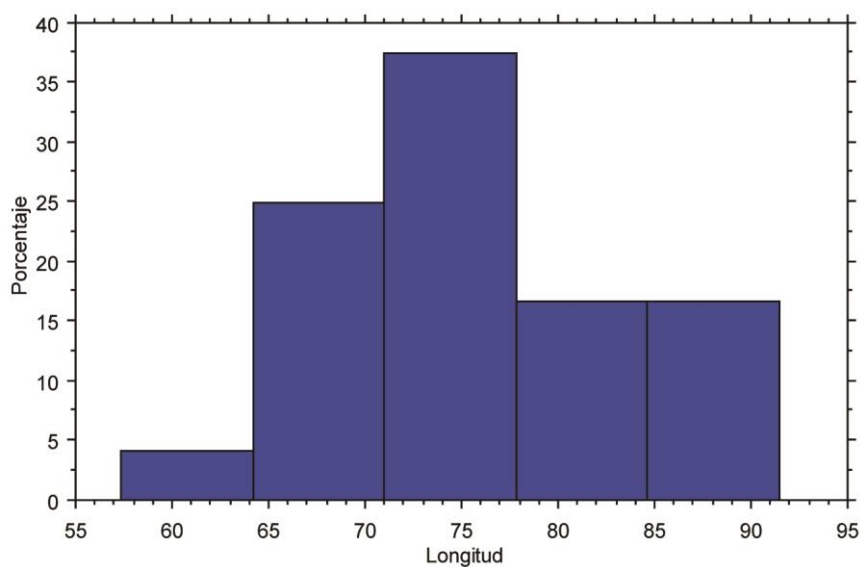


Figura 124. Histograma de la longitud del segundo metacarpiano.

Existe una moda principal que incluye hembras fósiles y machos actuales.

### 1.3.14. Tercer metacarpiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro transversal distal x 100 / longitud).



Figura 125. Medidas tomadas en el tercer metacarpiano.

NMI: 4 fósiles + 2 actuales

Tabla 54. Medidas del tercer metacarpiano de *U. arctos*. \*= Patológico

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CF	D	LCF-133	82,48	20,08	24,17	17,26	10,89	18,40	14,97	15,67	22,31
CF	S	LCF-134	82,87	20,44	25,97	12,50	10,47	18,24	16,32	15,67	22,01
PP	D	SIPA-90		19,31	25,72	14,58	11,56				
SO	D	SH5-98-S28-062	92,98	22,62	26,26	14,78	12,28	22,80	22,03	18,19	24,52
SO	D	SH5-97-T29-082	78,26	15,81	22,53	11,92	9,92	17,97	15,62	14,52	22,96
SO	S	SH5-97-U29-2	79,84	16,21	22,66	11,83	10,03	17,57	16,04	14,17	22,01
LE1	D		75,06	19,10		14,54		19,90		14,64	26,51
LE1	S		72,90	15,90		12,92	12,73	20,02	16,38	14,53	27,46
LE2*	D	El Cuervo	69,36	13,93		13,38		19,81	16,71	14,16	28,56

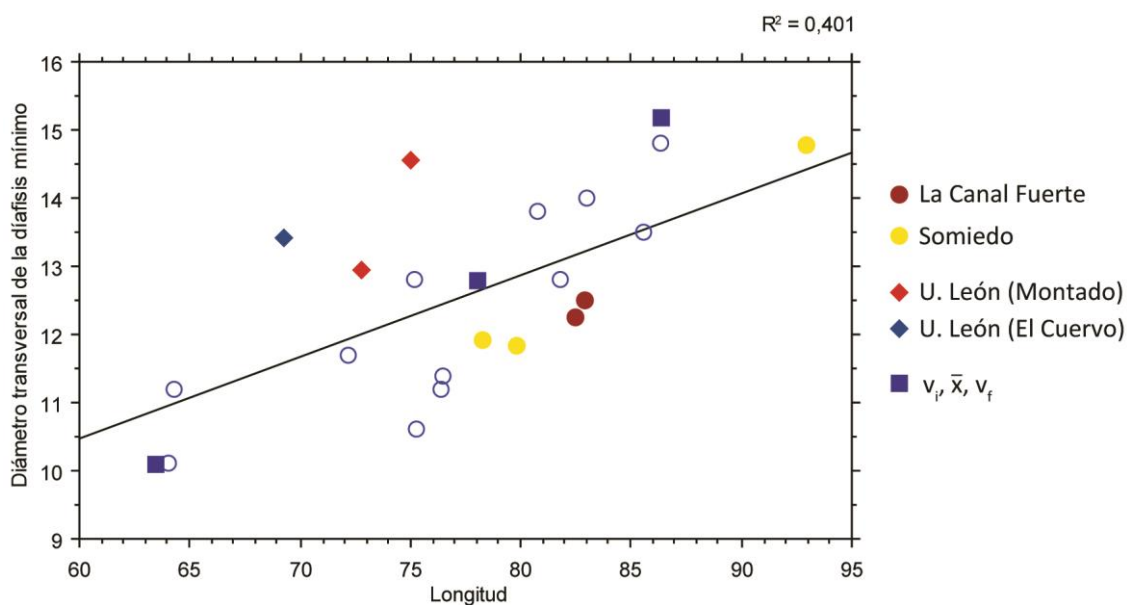


Figura 126. Gráfica biviariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del tercer metacarpiano.

No se ajusta muy bien a una recta. No está clara la separación de machos y hembras ya que solo hay un individuo de gran tamaño que es un macho de Somiedo. Los machos actuales

caen con las hembras. Hay lo que parece solo un individuo de La Canal Fuerte que no sé si corresponde a una hembra grande o macho pequeño.

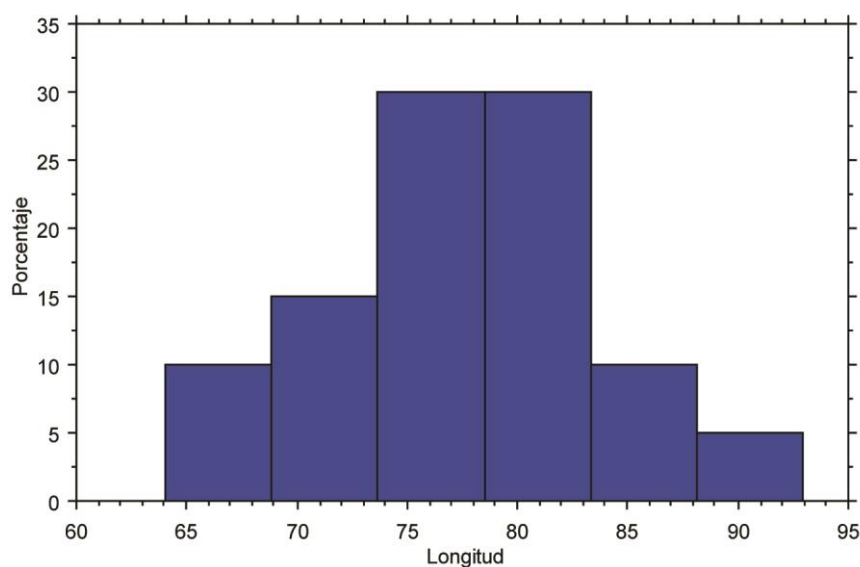


Figura 127. Histograma de la longitud del tercer metacarpiano.

Existe una moda principal que incluye hembras fósiles y machos actuales.

### 1.3.15. Cuarto metacarpiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro transversal distal x 100 / longitud).

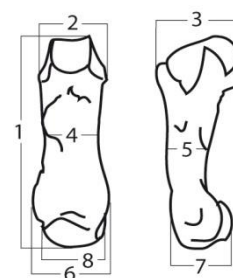


Figura 128. Medidas tomadas en el cuarto metacarpiano.

NMI: 5 fósiles + 2 actuales

Tabla 55. Medidas del cuarto metacarpiano de *U. arctos*. \*= Patológico

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
PP	S	SIPA-7		17,97	24,46	12,82	10,27				
SO	S	SH5-98-S28-061	89,30	20,23	25,49	13,81	11,80	21,2	20,64	17,47	23,74
SO	S	SH5-98-U30-004	79,34	14,00	21,81	11,52	9,58	17,94	16,17	13,61	22,61
SO	S	SH5-98-T28-016	82,36	15,63	23,34	13,66	10,97	20,05	18,00	15,68	24,34
SO	D	SH5-97-U29-5	79,09	14,44	22,09	11,59	9,46	17,55	15,98	13,75	22,19
TA	D	TA-Lu-c-21	77,28	16,12	22,08	12,46	10,18	19,37	17,26	11,86	25,06

LE2*	D	El Cuervo	72,35	13,74	22,47	14,70	19,39	16,63	12,81	26,80
LE1	S		76,18	18,49		12,95	19,85		15,34	26,06

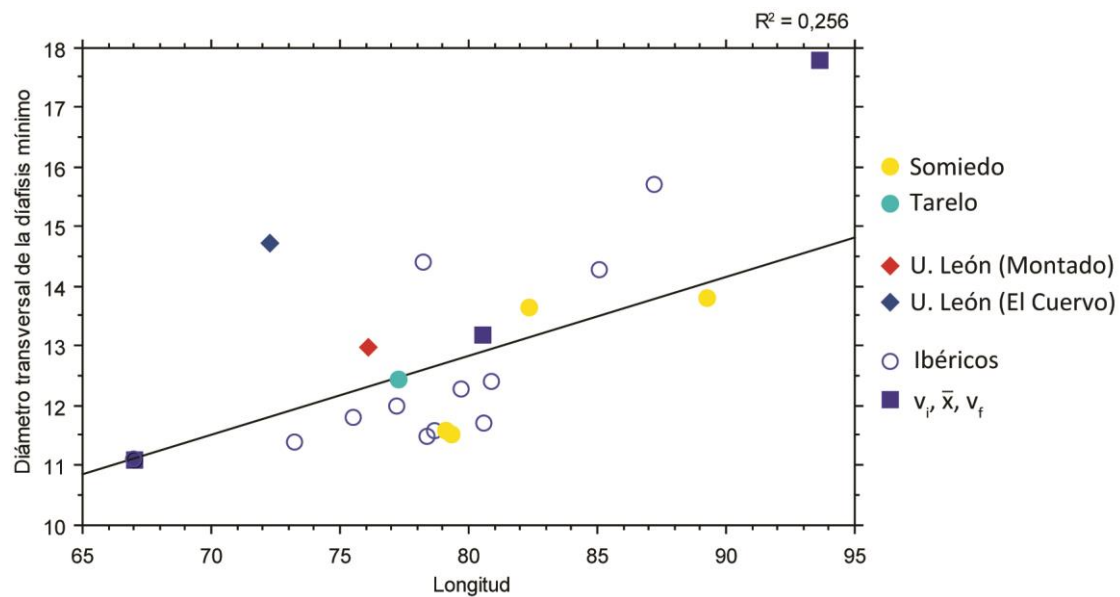


Figura 129. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del cuarto metacarpiano.

Con estos pocos datos es difícil separar machos de hembras, ya que estos datos pertenecen a cuevas en las que los individuos están mezclados.

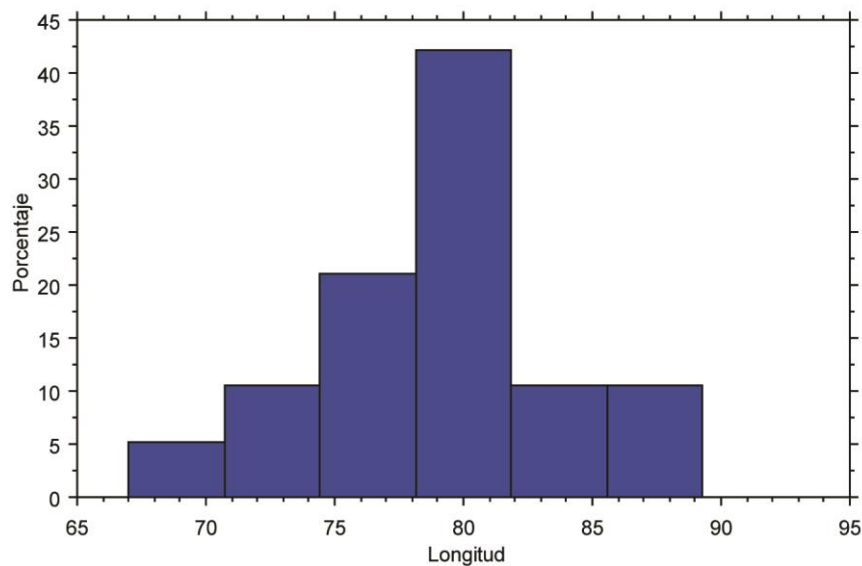


Figura 130. Histograma de la longitud del cuarto metacarpiano.

Hay una moda muy clara, pero poco más se puede decir al carecer de datos sobre el sexo de los animales. Los machos actuales son de menor tamaño que esta moda.



1.3.16. Quinto metacarpiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro transversal distal x 100 / longitud).

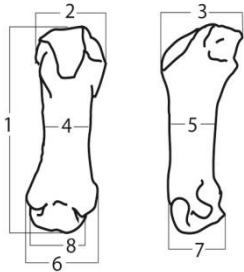


Figura 131. Medidas tomadas en el quinto metacarpiano.

NMI: 5 fósiles + 2 actuales

Tabla 56. Medidas del quinto metacarpiano de *U. arctos*. \*= Patológico

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
PP	D	SIPA-91			26,12	14,48	11,14				
SO	D	SH5-98-S28-063	95,87	29,34	29,45	15,67	12,93	24,5	21,32	19,59	25,56
SO	D	SH5-97-T29-24	80,10	21,38	23,92	12,04	10,08	20,93	16,58	15,42	26,13
SO	S	SH5-98-T30-004	80,22	21,22	24,55	12,24	10,27	20,6	16,47	17,67	25,68
SO	S	SH5-96-008	79,77	27,37	26,25	14,42	11,88	22,63	17,63	17,27	28,37
VA	D	VA87/14E/3	73,16	21,01	22,73	13,07	10,23	20,13	17,7	14,85	27,52
LE1*	D		71,23		25,92		18,35	18,25	18,18	16,07	25,62
LE1	S		80,19	23,27	20,26	13,63	12,99	22,43	18,14	14,66	27,97
LE2*	D	El Cuervo	76,94		20,34	15,06	13,99	22,61	15,87	13,53	29,39

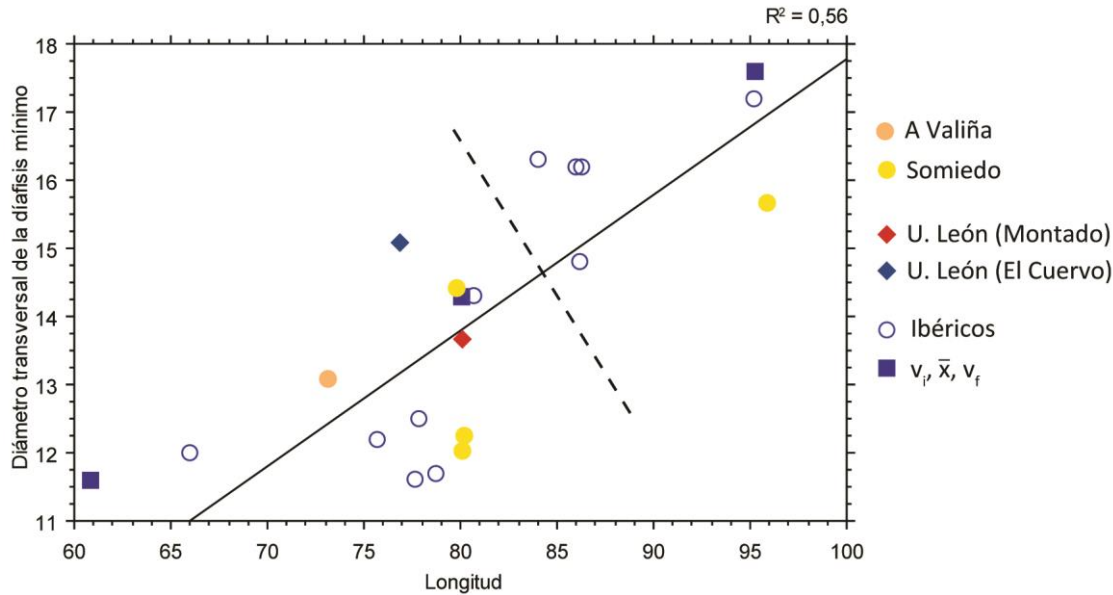


Figura 132. Gráfica biviariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del quinto metacarpiano.

No se ajusta mal a una recta. De los individuos representados en la gráfica, en Somiedo parece haber dos hembras y un macho. El resto de A Valiña parece haber pertenecido a una hembra. Los osos actuales se sitúan con las hembras.

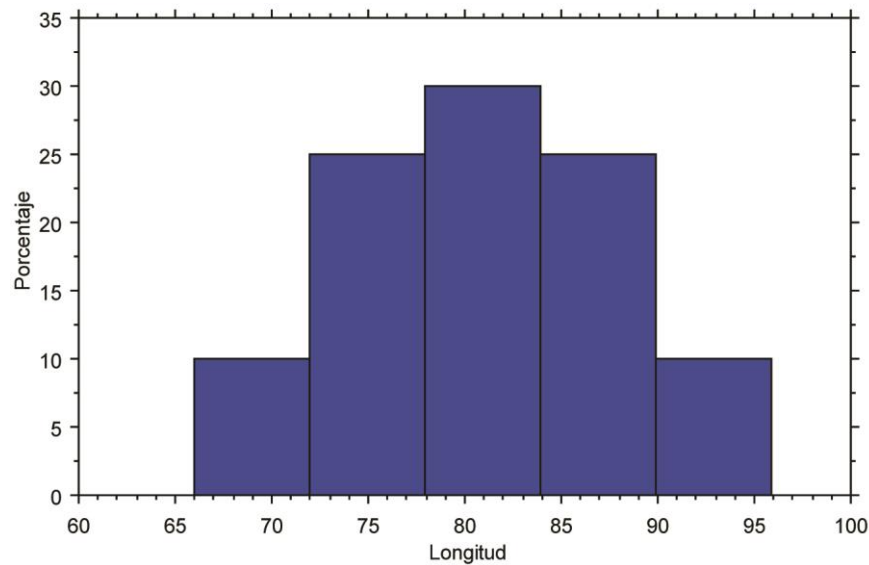


Figura 133. Histograma de la longitud del quinto metacarpiano.

El histograma parece indicar que los restos siguen una distribución normal, y que la mayor parte de valores se agrupan en la zona central. Puede ser un artefacto debido a la escasez de datos y a que los machos actuales se sitúen con las hembras.

## I.4. Esqueleto apendicular: miembro posterior

### I.4.1. Pelvis

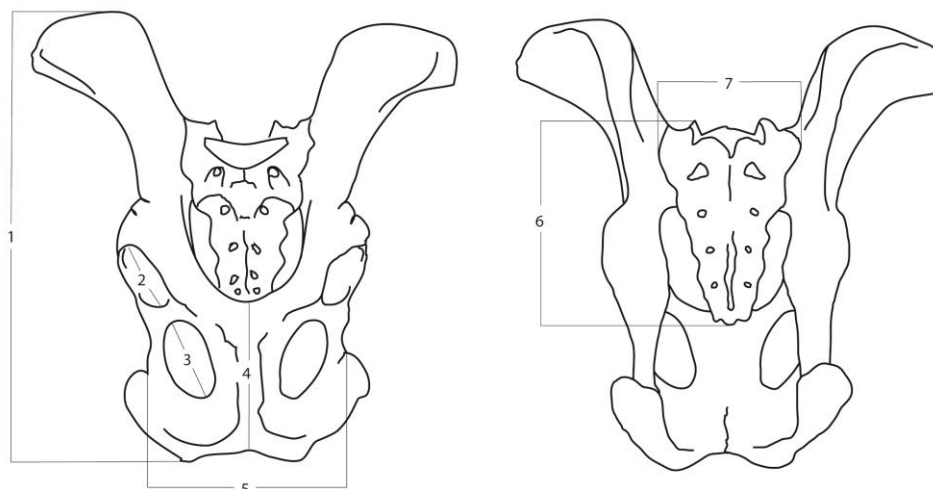


Figura 134. Medidas tomadas en la pelvis

(1) Longitud; (2) diámetro del acetábulo; (3) diámetro del foramen obturatum; (4) longitud de la sínfisis púbica; (5) diámetro transversal mínimo; (6) longitud sacro; (7) diámetro transversal del sacro

NMI: 12 fósiles + 2 actuales

Tabla 57. Medidas de la pelvis de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7
AR	S	ARLU-42		48,92					
CF	D	LCF-SN	329,20	51,72	71,05	119,67	138,30	152,89	121,41
CF	S	LCF-SN	316,55	53,86	68,88	119,67	138,30	152,89	121,41
CF	D	LCF-172	300,65	53,71	68,00	112,00	114,86		108,88
CF	S	LCF-172	304,80	54,09	70,06	112,00	114,86		108,88
EI	D	EIX-007		46,79					
PC	D	CGLL-024 + CGLL-025		53,15					
PP	D	SIPA-106		56,17					
PU	D	PUR-Lu-1	350,10	53,64	75,63	136,80	143,41	171,47	101,87
PU	S	PUR-Lu-1	350,70			136,80	143,41	168,99	101,87
SO	S	SH5-97-T29-2	274,95	49,63		80,42	130,24		
SO	D	SH5-98-U30-010		52,16					
SO	-	SH5-S28-097							116,51
SO	D	SH5-98-Q30-003	295,90	48,37	71,08	106,01	117,11	151,42	74,08
SO	S	SH5-98-Q30-003	299,00	44,41	70,11	106,01	117,11	150,97	74,08
SO	-	SH5-97-T29-60						127,14	92,87
TA	D	TA-Lu-c-1	289,25	45,48	66,50		121,01	145,40	83,20
TA	S	TA-Lu-c-1	282,60	44,85	65,48		121,01	144,06	83,20
LE1	D		297,65	46,94	68,18	104,47	140,20	153,48	109,34
LE1	S		299,80	46,51	75,40	104,47	140,20	160,59	109,34
LE2	D	El Cuervo	305,20	45,49	68,83	110,88	129,74	159,22	94,44
LE2	S	El Cuervo	306,85	45,37	67,90	110,88	129,74	160,65	94,44

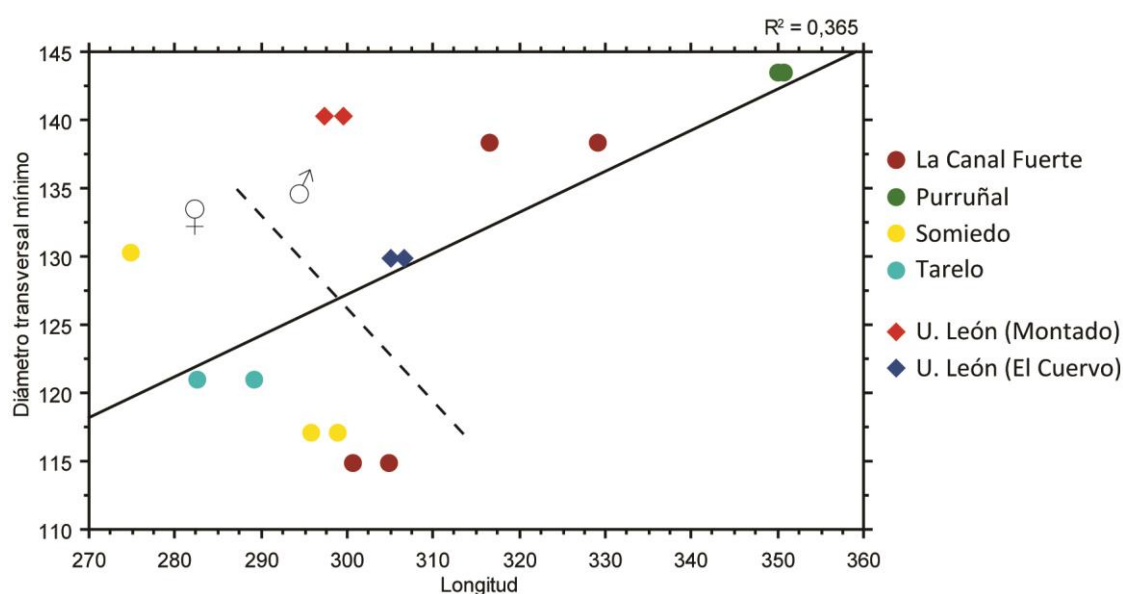


Figura 135. Gráfica biviada de la longitud frente al diámetro transversal mínimo de la pelvis.

No se han podido incluir en la gráfica las medidas de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) porque no mide el diámetro transversal mínimo. Estas medidas nos da una idea del tamaño

general de las pelvis completas, aunque no se ajusta demasiado bien a una recta. Como se ve en la figura 135, parece que se pueden diferenciar bien machos de hembras. Si tenemos en cuenta el factor longitud, los osos actuales se superponen con hembras fósiles, y si tenemos en cuenta el diámetro transversal mínimo, es el oso de El Cuervo el que cae con las hembras, sin embargo, a diferencia de otras medidas, sí que se sitúan más con los machos que con las hembras.

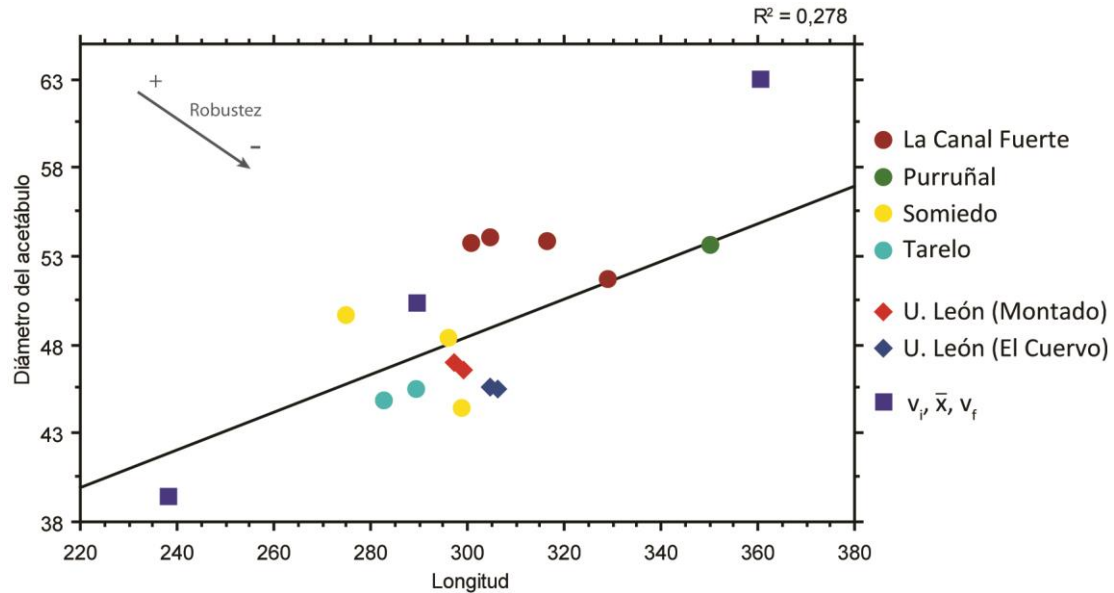


Figura 136. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro del acetábulo de la pelvis.

En esta gráfica, lo que se puede observar es la robustez del individuo, es decir, individuos con un diámetro del acetábulo más grueso en proporción a la longitud, serán más robustos, ya que el fémur encaja con este diámetro. Se observa que la mayor parte de individuos se sitúan en la parte media de la gráfica. Como ya hemos visto en la medida anterior, los machos actuales se sitúan entre las hembras debido a su menor longitud en comparación con otros machos fósiles, como son Purruñal o La Canal Fuerte.

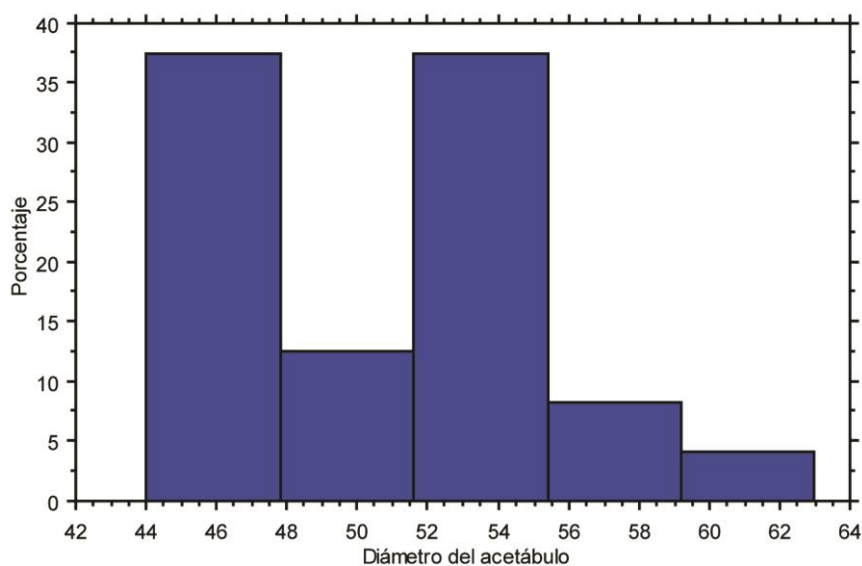


Figura 137. Histograma del diámetro del acetábulo.

Para realizar este histograma, en las pelvis que tenían sus dos acetábulos medibles, se ha escogido el de la medida menor. Hay una clara bimodalidad, determinada por el tamaño de la cabeza del fémur. En la moda menor se encuentran las hembras y los machos actuales, y en la mayor los machos fósiles.

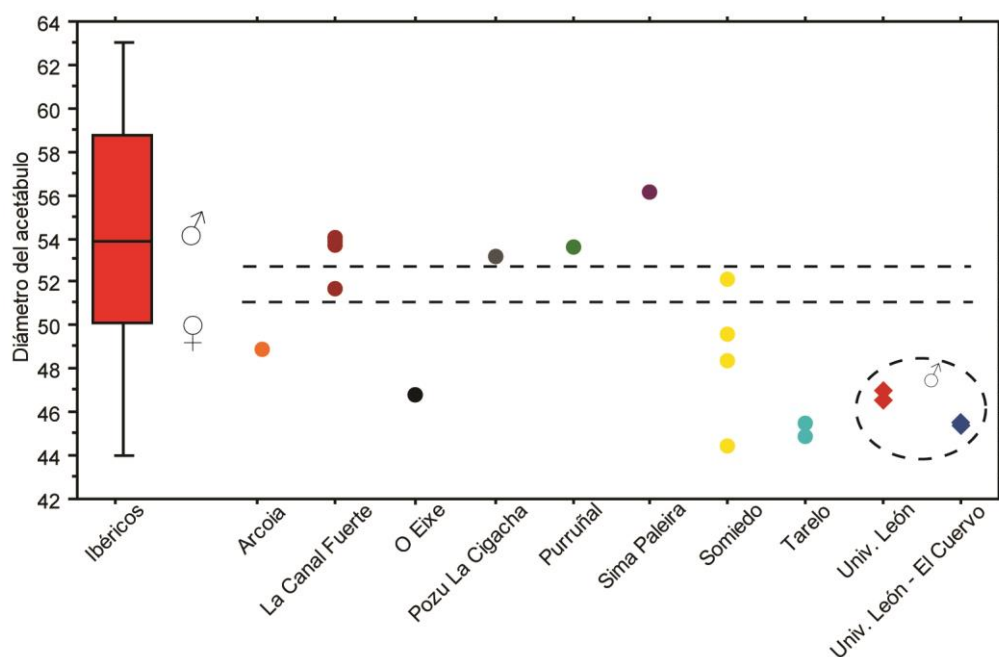


Figura 138. Diagrama de cajas del diámetro del acetábulo.

Para ver más pormenorizadamente donde se encuentran los restos medidos, se ha hecho un diagrama de cajas para los ibéricos y se han indicado con círculos donde se sitúan los otros restos. Parece que se pueden separar machos de hembras, aunque existe una zona dudosa.

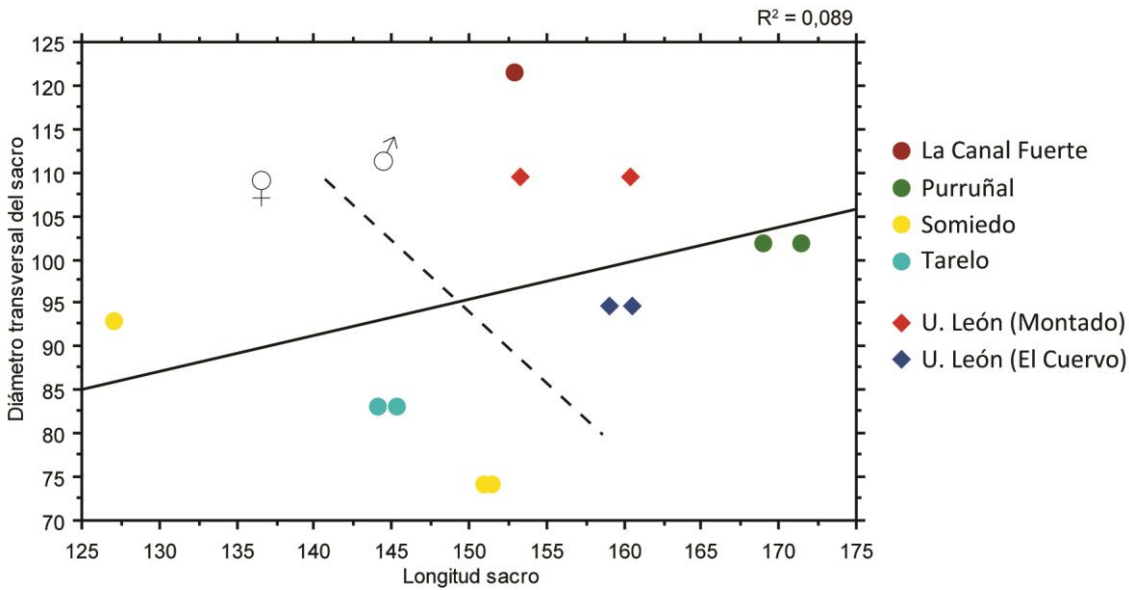


Figura 139. Gráfica bivariada de la longitud del sacro frente a su diámetro transversal.

No se ajusta bien a una recta. Aunque son pocos los datos y no se ha podido comparar con los de otros yacimientos, se observa que existe una separación entre machos y hembras, no como sucedía con otras medidas de la pelvis.

I.4.2. Fémur

- (1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior de la cabeza; (4) longitud del trocánter; (5) longitud collum; (6) diámetro transversal de la diáfisis; (7) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (8) diámetro transversal distal; (9) diámetro anteroposterior distal; (10) diámetro transversal de los cóndilos; (11) circunferencia de la diáfisis.

NMI: 12 fósiles + 2 actuales

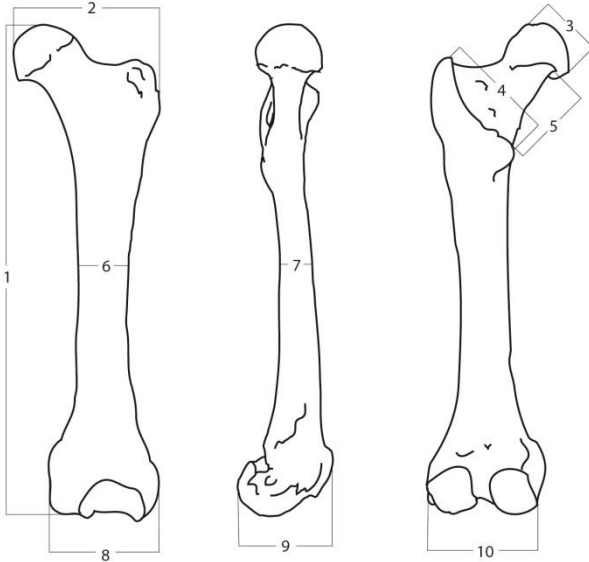


Figura 140. Medidas tomadas en el fémur.

Tabla 58. Medidas del fémur de *U. arctos* (1ª parte).

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
CB	D	CB-008		83,65	45,70	25,06	21,51			

CB	S	CB-009			45,83						
CF	D	LCF-006-1996	444,80	98,80	49,90	69,87	68,44	36,81	32,29	86,52	
CF	S	LCF-007-1996	443,40	100,50	50,69	70,73	62,04	37,10	31,97	86,72	
CF	D	LCF-173	375,25	92,72	44,58	57,16	50,28	29,77	25,61	75,25	
CF	S	LCF-174						29,14		75,43	
EI	D	EIX-010	377,00	89,57	41,94	49,26	43,97	29,57	25,34		
PC	D	CGLL-047						26,99	24,16		
PP	S	SIPA-2						32,93	26,58		
PP	D	SIPA-106						30,74	27,01		
PU	D	Pur-Lu-21	417,50	100,56	46,86	74,93	65,44	36,96	31,13	90,52	
PU	S	Pur-Lu-22	417,00	100,31	48,32	72,89	64,77	37,81	31,47	90,64	
SO	D	SH5-97-T28-12		94,01	43,61	62,26	49,77	35,14	27,58		
SO	S	SH5-97-AO33-4			47,78						
SO	S	SH5-98-T30-008	355,85	86,90	39,39	52,94	41,92	31,16	25,94	72,90	
SO	D	SH5-97-T29-58	380,60	86,78	39,65	66,73	50,04	26,89	22,89	69,72	
SO	D	SH5-98-S28-096					55,76	30,91	26,93	87,82	
TA	D	TA-Lu-c-7	367,10	89,42	40,67	65,88	45,55	28,45	24,61	77,85	
TA	S	TA-Lu-c-8	364,30	86,56	41,10	69,65	45,51	28,52	25,39	76,25	
LE1	S		371,75	-	42,04	72,87	52,51	33,14	25,47	74,30	
LE1	D		371,10	-	42,43	69,76	52,87	33,25	25,70	75,96	
LE2	S	El Cuervo	358,05	87,94	42,34	59,92	40,40	32,26	28,43	72,75	
LE2	D	El Cuervo	355,90	88,87	40,76	59,06	40,00	32,76	27,67	73,86	

Tabla 59. Medidas del fémur de *U. arctos* (2ª parte).

Cueva	Lado	Sigla	9	10	11
CB	D	CB-008			80,55
CB	S	CB-009			
CF	D	LCF-006-1996	81,59	83,21	117,55
CF	S	LCF-007-1996	82,74	82,60	118,56
CF	D	LCF-173	69,97	74,00	93,74
CF	S	LCF-174	72,15	73,52	
EI	D	EIX-010	65,36		92,04
PC	D	CGLL-047			86,77
PP	S	SIPA-2			99,07
PP	D	SIPA-106			98,39
PU	D	Pur-Lu-21	76,93	86,66	115,00
PU	S	Pur-Lu-22	82,65	85,97	115,95
SO	D	SH5-97-T28-12			106,30
SO	S	SH5-97-AO33-4			
SO	S	SH5-98-T30-008	63,66	58,60	95,90
SO	D	SH5-97-T29-58	62,18	66,18	85,32
SO	D	SH5-98-S28-096	73,60	82,33	98,92
TA	D	TA-Lu-c-7	69,57	77,77	
TA	S	TA-Lu-c-8	71,41	75,74	
LE1	S		59,16	76,91	97,83
LE1	D		62,81	76,77	93,60
LE2	S	El Cuervo	62,22	73,62	100,15
LE2	D	El Cuervo	61,59	74,68	99,34

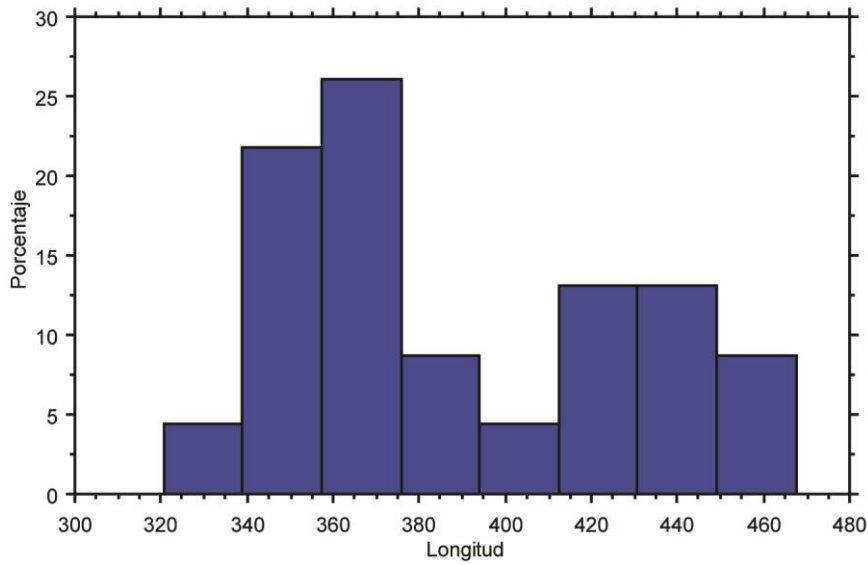


Figura 141. Histograma de la longitud de fémur.

Hay una clara bimodalidad, siendo la moda inferior la de las hembras, y la superior la de los machos, sin embargo, analizando las medidas por separado, los dos machos actuales caen con las hembras.

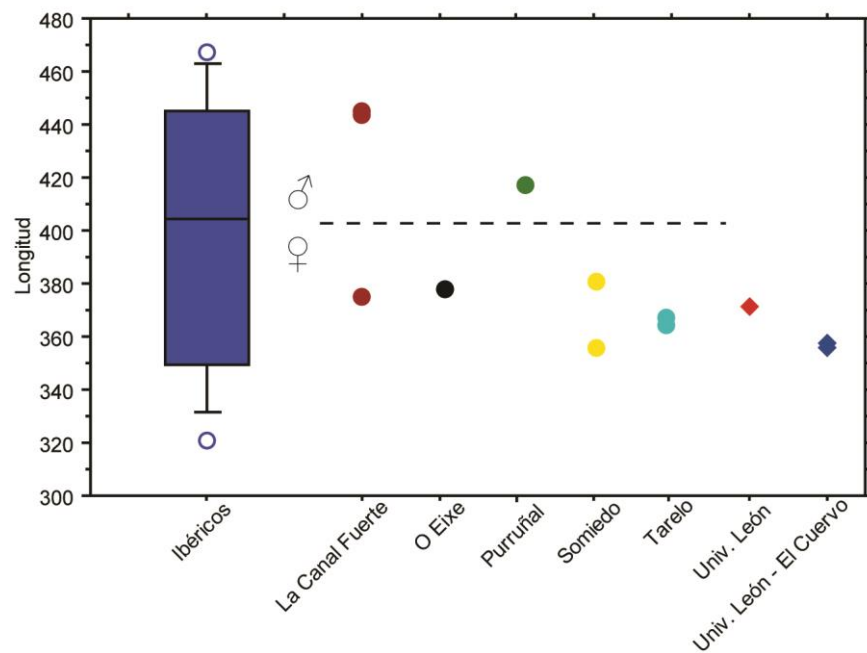


Figura 142. Diagrama de cajas de la longitud del fémur.

En esta figura se puede observar también el dimorfismo sexual, y como los machos actuales tienen la longitud del fémur equiparable a la de las hembras.



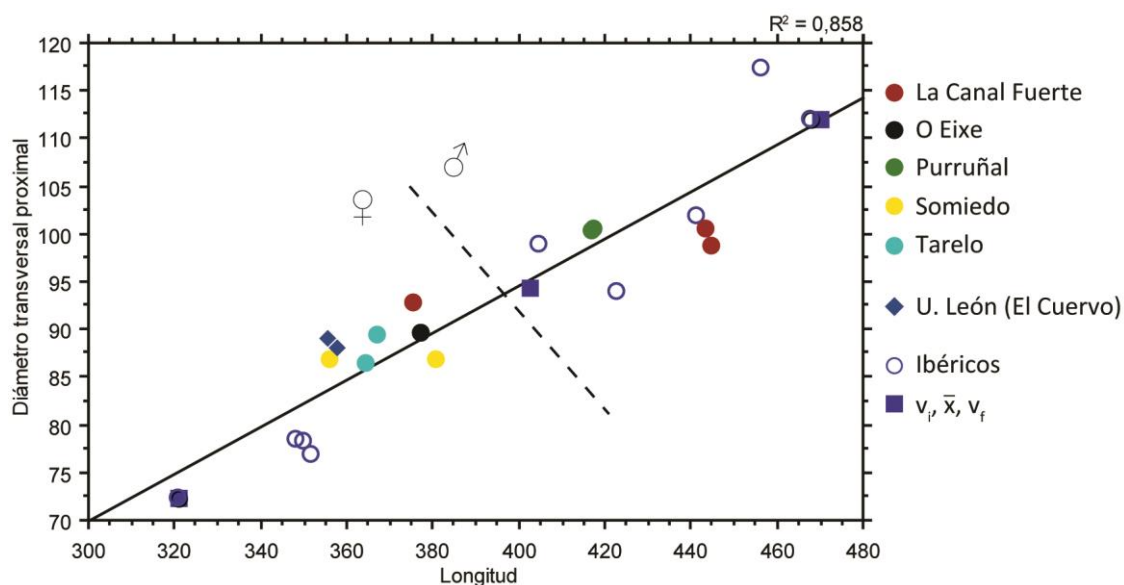


Figura 143. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal proximal del fémur.

Se ajusta muy bien a una recta. Se agrupan los machos en la zona superior derecha de la gráfica y las hembras en la inferior izquierda. Como sucede con otros huesos largos, los machos actuales, en este caso El Cuervo, se sitúan junto a las hembras.

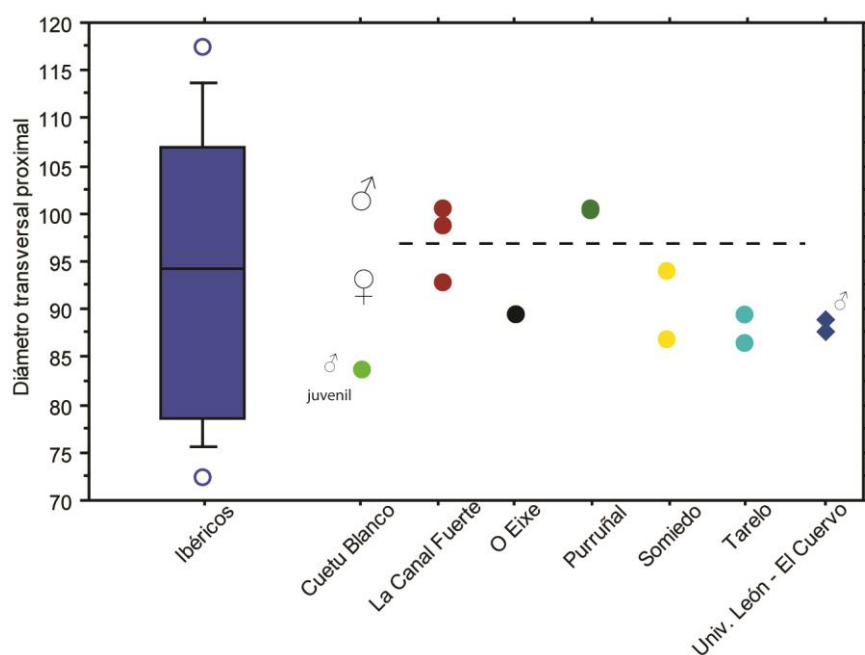


Figura 144. Diagrama de cajas del diámetro transversal proximal.

En esta gráfica se ve que los machos se encuentran separados de las hembras, sin embargo El Cuervo, un macho completamente adulto, tiene valores de hembra. Con el juvenil de Cuetu Blanco, lo que ocurre es que esta parte del fémur todavía está en crecimiento, y se fusiona entre los 5 y 7 años (Weinstock, 2009), por lo que nos sale de tamaño inferior a las hembras de este estudio.

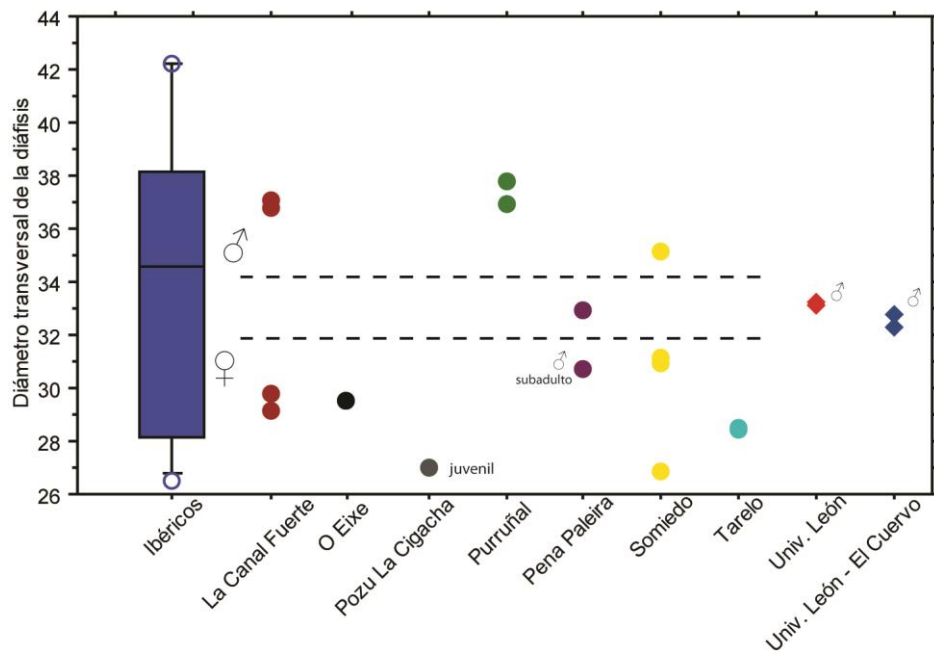


Figura 145. Diagrama de cajas del diámetro transversal de la diáfisis.

Sirve para incluir los fémures en los que solo se conserva la diáfisis. Parece que se pueden separar los machos de las hembras, sin embargo los individuos subadultos o juveniles se situarán con las hembras. Serían machos el de Purruñal y un individuo de La Canal Fuerte. Serían hembras un individuo de La Canal Fuerte, dos de Somiedo y otro de Tarelo. Los machos actuales serían más grandes que estas hembras, pero más pequeños que los machos fósiles. En el medio se encuentra una diáfisis, SIPA-2 datada en >40.000 BP, del que solo se conserva la diáfisis y que no tiene relación con ninguno de los restos que aparecieron en esa misma zona y que pertenecen a un macho subadulto de entre 4 y 5 años datado en  $7468 \pm 31$ . Este SIPA-2 podría ser un macho pequeño o una hembra grande. Al estar hablando de un individuo Pleistoceno, podría ser que existieran unos tamaños diferentes en cuanto a sexo con respecto a los Holocenos, como ocurre si comparamos los Holocenos y los actuales.

#### I.4.3. Tibia

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) diámetro anteroposterior de la articulación distal.

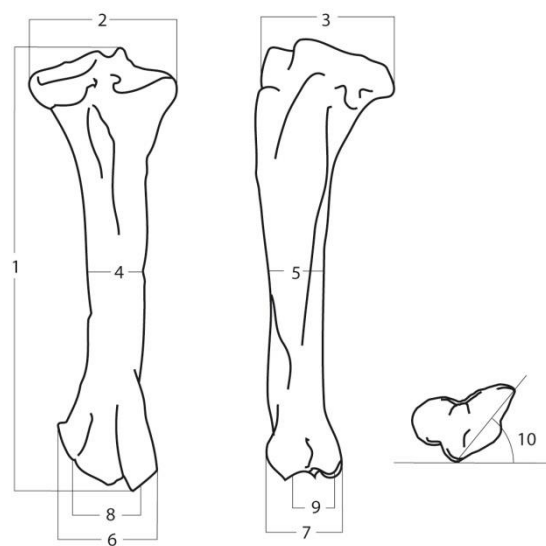


Figura 146. Medidas tomadas en la tibia.

NMI: 14 fósiles + 2 actuales

Tabla 60. Medidas de la tibia de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CB	D	CB-003				23,06	22,00	62,75	34,04	44,12	31,08
CF	S	LCF-010-1996	331,40	89,91	85,57	29,08	33,71	65,98	42,27	52,38	32,55
CF	D	LCF-165				28,63	31,84	66,09	42,79		33,22
CF	D	LCF-166		76,56	58,84						
CF	D	LCF-175	275,40		68,00	25,53		57,14	39,30	41,29	32,74
PC	D	CGLL-044				27,26	23,31				
PC	D	CGLL-045				25,52	26,44				
PP	S	SIPA-60		72,27							
PU	D	Pur-Lu-23	306,00	90,50	80,37	30,35	39,41	72,86	43,99	47,46	32,82
PU	S	Pur-Lu-24	307,50	89,19	82,60	31,11	36,44	73,50	41,14	43,54	31,47
SO	S	SH5-98-S28-066	321,70	87,34	65,89	29,29	30,14	69,60	42,65	52,59	35,10
SO	S	SH5-98-530-002	277,40	71,64	53,07	26,12	28,53	56,25	30,13	39,29	23,04
SO	S	SH5-97-U29-10	286,40	71,32	56,19	22,34	27,90	55,75	30,13	39,03	20,69
SO	D	SH5-98-U30-007	279,80	71,72	64,28	25,62	30,12	55,12	30,33	38,83	22,23
SO	D	SH5-97-729-1	287,40	73,28	52,61	23,11	28,28	54,81	29,27	38,15	20,84
TA	D	Ta-Lu-a-38	321,20	86,22		26,96	30,33	62,33	41,22	55,98	32,34
TA	D	TA-Lu-c-11	272,80	78,20	66,10	25,83	26,45	56,97	36,22	47,97	24,58
TA	S	TA-Lu-c-12	269,25	78,29	69,86	25,71	26,72	56,92	33,08	47,33	25,89
TA	D	TA-202		86,22							
LE1	D		274,35	78,82	77,03	24,14	29,33	61,17	37,11	-	-
LE1	S		275,65	78,87	78,22	25,72	30,94	59,90	34,82	-	-
LE2	D	El Cuervo	265,95	76,79	70,27	22,55	31,34	54,04	36,73	-	-
LE2	S	El Cuervo	268,50	75,23	70,02	22,20	28,94	-	-	-	-

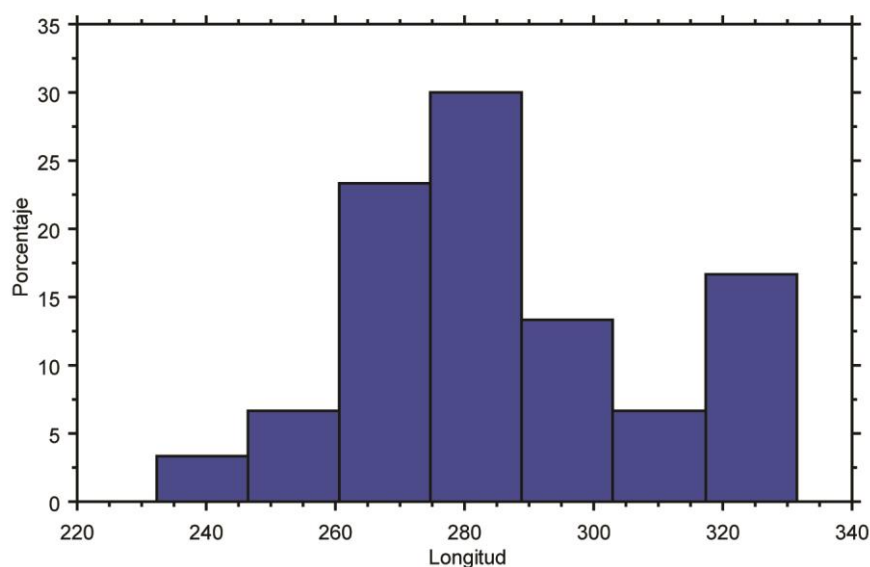


Figura 147. Histograma de la longitud de la tibia.

Hay una moda principal en la que se sitúan las hembras y los machos actuales y una secundaria en la parte superior en la que se acumulan los machos.

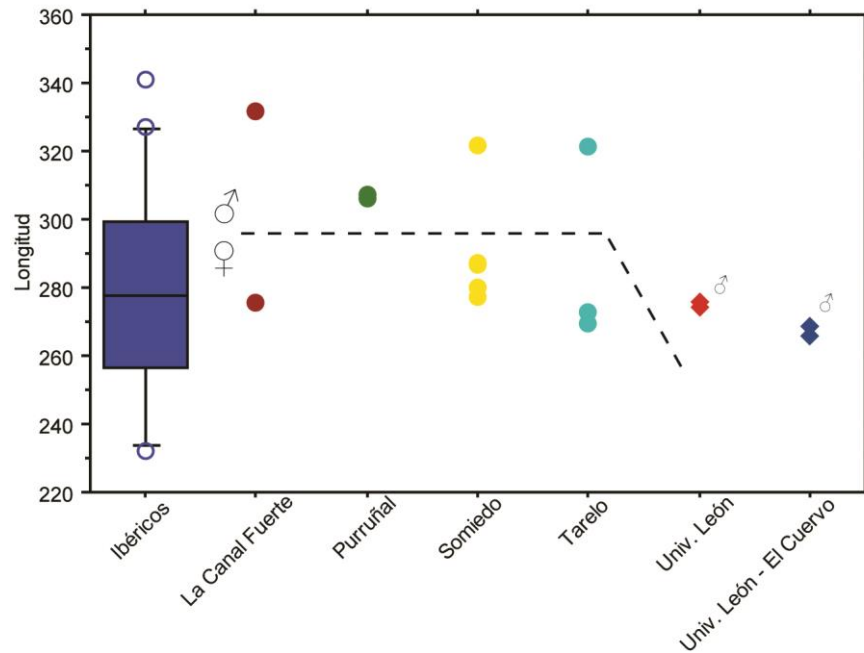


Figura 148. Diagrama de cajas de la longitud de la tibia.

Se observa lo comentado para el histograma. Cabe destacar que se observa claramente que en la muestra de Tarelo hay un macho.

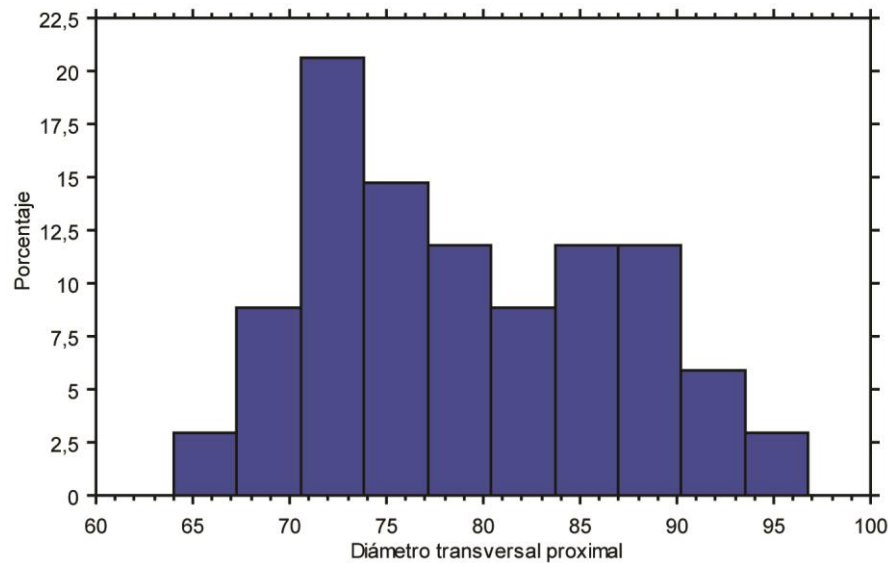


Figura 149. Histograma del diámetro transversal proximal de la tibia.

En este histograma nos encontramos con una moda principal en la que se sitúan las hembras y los machos actuales, y una secundaria poco notoria, en la que se situarían los machos.

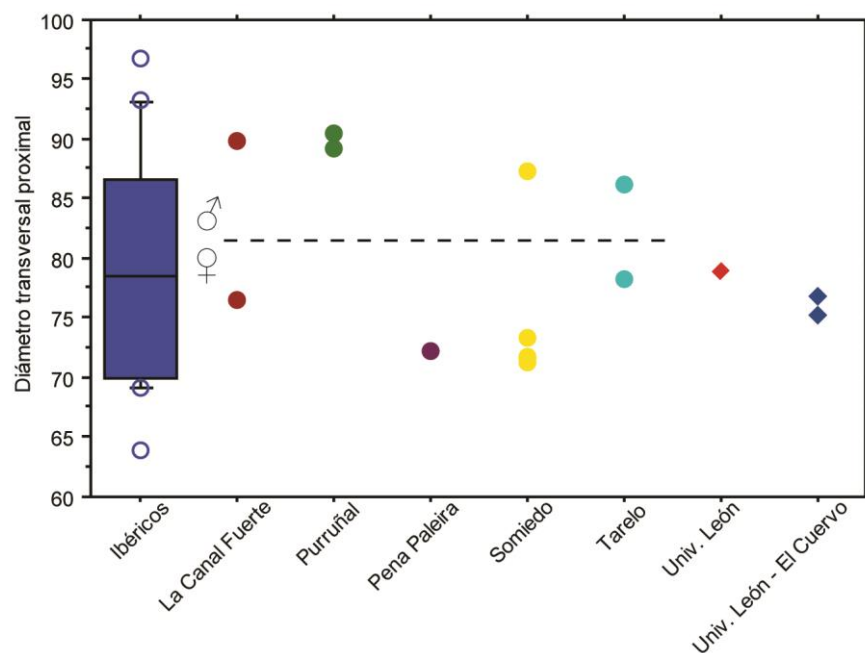


Figura 150. Diagrama de cajas del diámetro transversal proximal de la tibia.

Se sigue observando lo ya comentado, que los actuales se sitúan con las hembras, y que en Tarelo se puede apreciar que hay un macho.

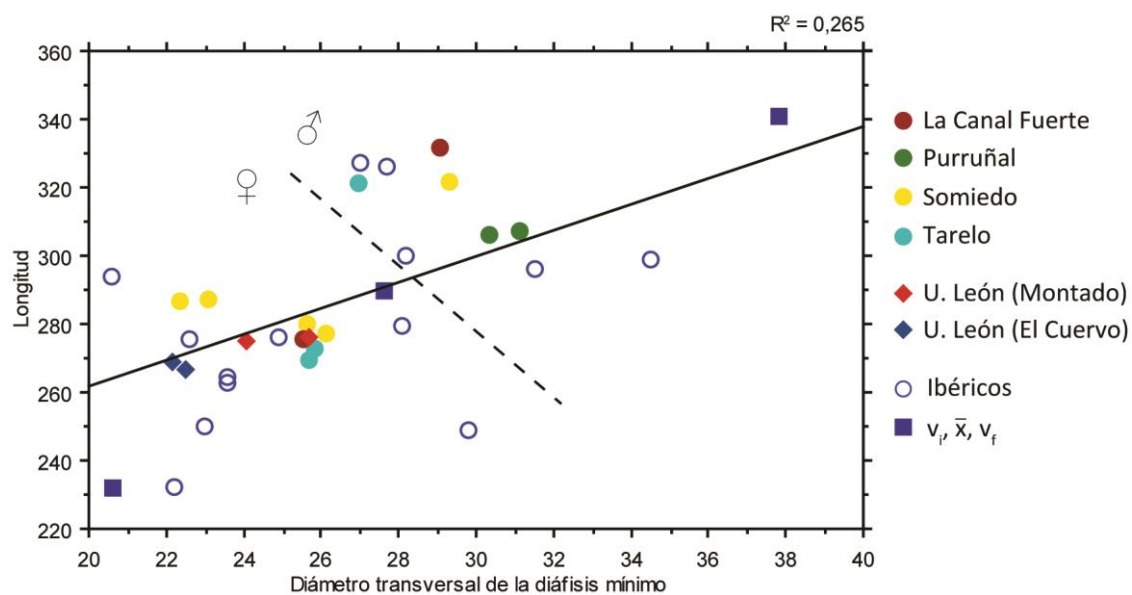


Figura 151. Diámetro transversal de la diáfisis mínimo, frente a la longitud de la tibia.

Enfrentando estas dos medidas se pueden diferenciar machos de hembras. Los machos actuales vuelven a situarse con las hembras fósiles, e incluso el individuo El Cuervo caería con las hembras pequeñas.

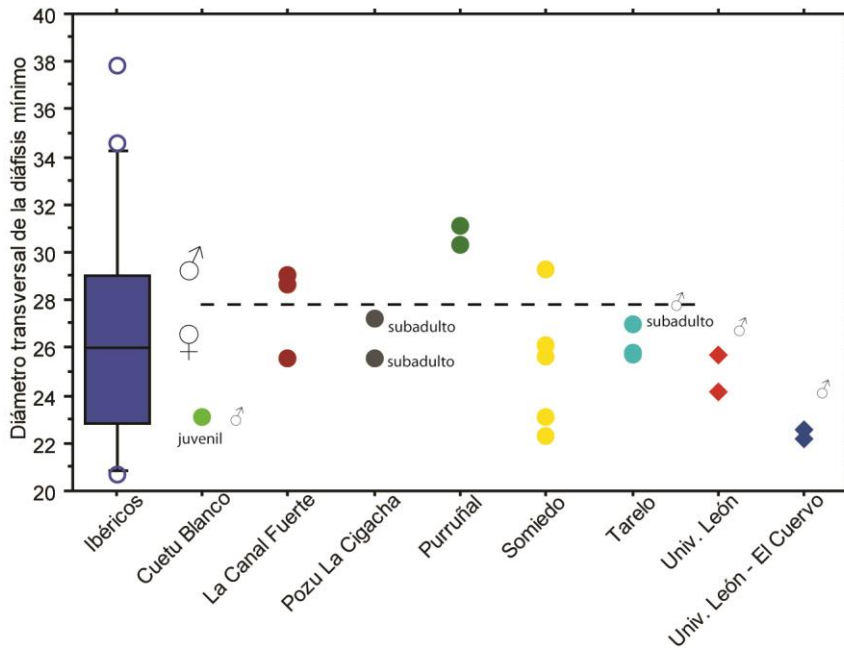


Figura 152. Diagrama de cajas del diámetro transversal de la diáfisis mínimo de la tibia.

Se ha analizado esta medida para poder comparar los individuos de los que solo se conserva la diáfisis. Los individuos adultos se separan bien entre machos y hembras, sin embargo, existe un problema con los subadultos ya que presentan tamaños más pequeños que los que corresponde con su sexo.

La epífisis distal de la tibia se fusiona entre los 5 y 7 años, mientras que la proximal entre los 6 y 8 años. Nos encontramos con el individuo de Cuetu Blanco que no tiene ninguna epífisis fusionada porque tiene alrededor de un año, y su diáfisis se sitúa con las hembras más pequeñas porque todavía se encuentra en su etapa de crecimiento. Más mayores son los dos individuos de La Cigacha, aunque tampoco presentan ninguna epífisis fusionada, pero su tamaño es mayor. Ta-Lu-a-38 tiene la epífisis distal fusionada, pero no la proximal, por lo que su edad se puede establecer en 7 años.

#### I.4.4. Fíbula

(1) Longitud; (2) diámetro proximal máximo; (3) diámetro proximal mínimo; (4) diámetro de la diáfisis máximo; (5) diámetro de la diáfisis mínimo; (6) diámetro distal máximo; (7) diámetro distal mínimo.

NMI: 6 fósiles + 2 actuales

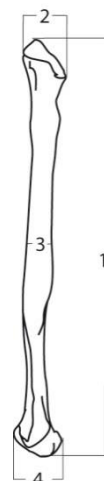


Figura 153. Medidas tomadas en la fíbula.

Tabla 61. Medidas de la fíbula de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7
CF	D	LCF-102	312,60	21,22	26,88	13,60	13,94	28,25	28,64
PP	S	SIPA-112				9,94	8,42		
PU	D	Pur-Lu-25				15,56	12,64	31,50	24,71
SO	S	SH5-98-S29-001	259,40	20,91	16,35	10,14	11,41	19,92	27,55
SO	D	SH5-97-T29-48	254,30	18,98	15,97	8,06	8,18	15,26	24,21
SO	S	SH5-97-T29-37	275,45	18,79	15,17	8,02	8,90	14,47	24,61
SO	D	SH5-98-S28-074				11,32	11,60	22,67	34,53
TA	D	Ta-Lu-c-41	252,00	23,45	16,27	10,38	9,81	28,26	24,02
TA	S	Ta-Lu-c-27	254,95		16,91	10,47	10,29	28,93	24,03
LE1	D		258,95	24,16	21,89	12,22	10,78	17,10	26,30
LE1	S		256,85	23,41	22,76	11,87	10,34	14,43	24,01
LE2	D	El Cuervo	243,10	15,79	22,15	11,55	10,46		
LE2	S	El Cuervo			22,02	11,08	9,85		

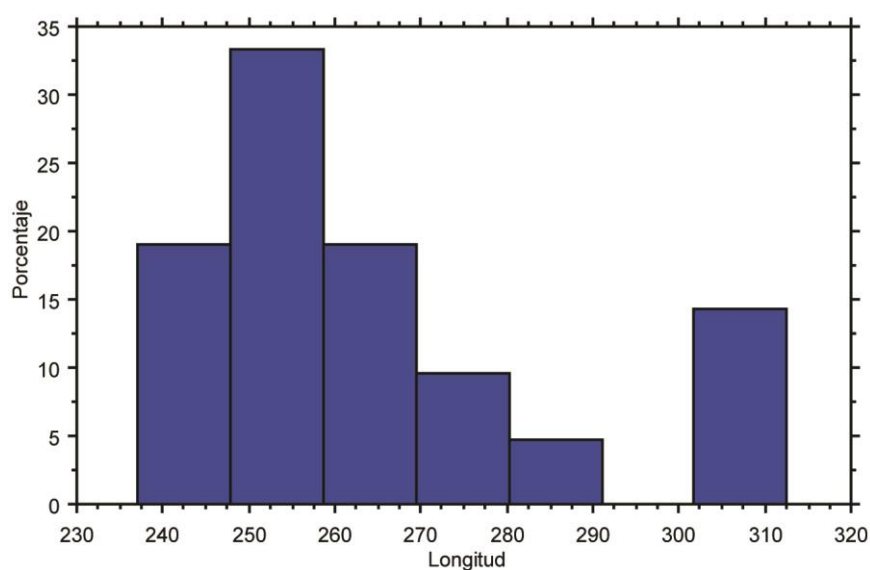


Figura 154. Histograma de la longitud de la fíbula.

Se aprecia una gran moda a la izquierda, pero a la derecha vuelve a surgir una pequeña moda compuesta por machos. Aunque los datos son pocos, se intuye dimorfismo sexual para esta medida.

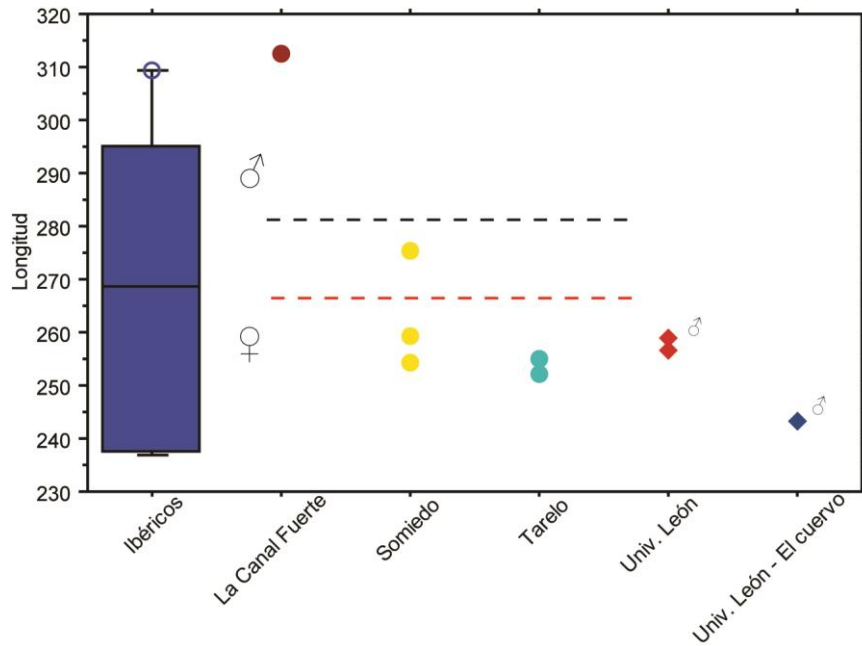


Figura 155. Diagrama de cajas de la longitud de la fíbula.

Aunque uno de los individuos de Somiedo es dudoso, se separan bien machos de hembras. Nuevamente los osos actuales se sitúan con las hembras o incluso tienen una longitud menor, como en el caso de El Cuervo.

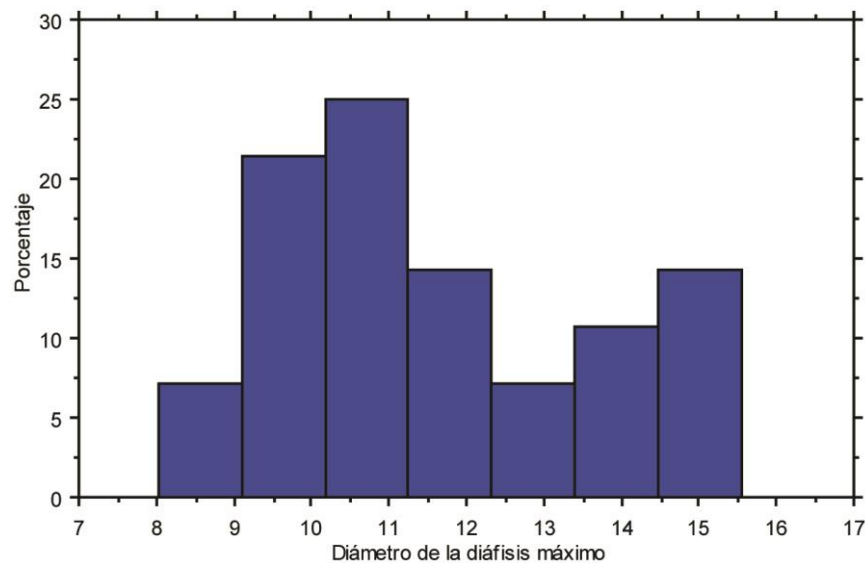


Figura 156. Histograma del diámetro de la diáfisis mínimo de la fíbula.

Esta medida se ha utilizado para poder comparar todos los restos óseos, ya que es la única que compartían. Se observa una bimodalidad. En la de la izquierda se encuentran las hembras y los machos actuales y en la de la izquierda los machos fósiles.



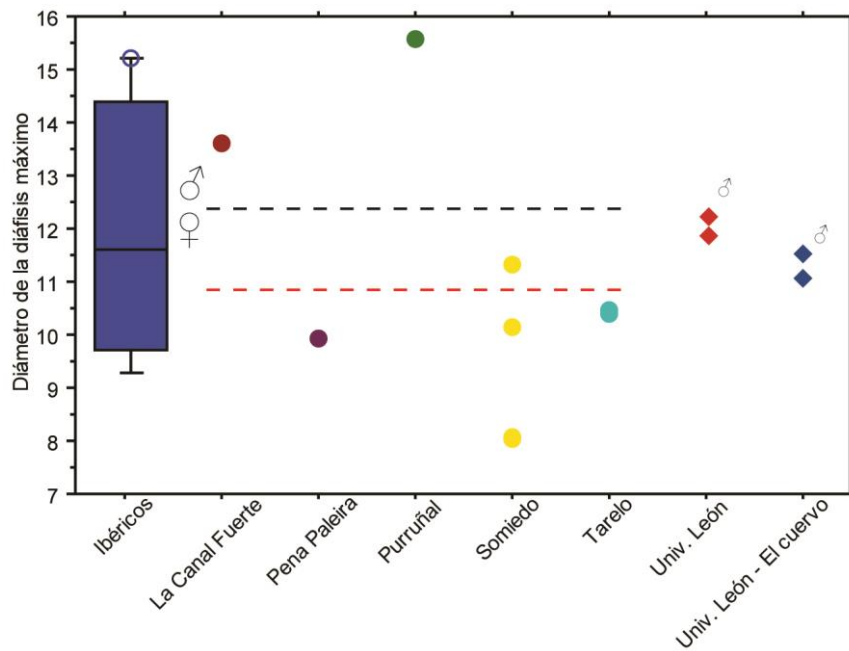


Figura 157. Diagrama de cajas del diámetro de la diáfisis mínimo de la fíbula.

A diferencia de lo que pasaba en la longitud, se observa que los machos actuales, aunque no alcanzan los tamaños de los machos fósiles, sí que tienen un diámetro mayor que las hembras.

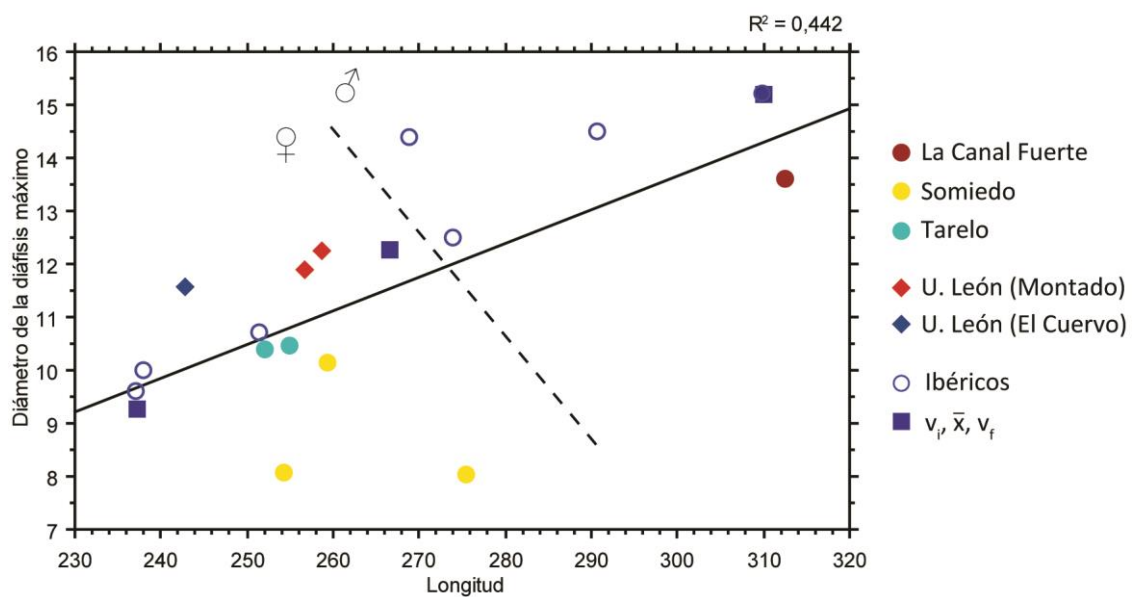


Figura 158. Gráfica biviada de la longitud frente al diámetro de la diáfisis mínimo de la fíbula.

No se ajusta del todo bien a una recta. Se observa que aunque los machos actuales se sitúen junto a las hembras, diámetro de la diáfisis, y por tanto su robustez, es mayor.

#### I.4.5. Rótula

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior; (4) diámetro anteroposterior mínimo; (5) longitud de la articulación; (6) diámetro transversal de la articulación.

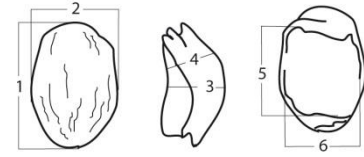


Figura 159. Medidas tomadas en la rótula.

NMI: 3 fósiles + 2 actuales

Tabla 62. Medidas de la rótula de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6
TA	D	TA-Lu-c-31	51,11	34,88	25,86	20,01	38,69	31,7
TA	S	TA-Lu-c-30	52,67	38,07	37,87	22,53	40,32	
SO	D	SH5-97-U29-42	45,01	31,23	23,57	19,77	38,11	27,47
SO	S	SH5-97-U29-41	45,89	31,28	23,27	21,17	37,56	27,17
CF	S	LCF-140	59,17	38,33	28,04	25,93	45,28	38,19
LE1	S		44,79	38,09	26,53			
LE1	D		45,78	36,03	27,3			
LE2	S	El Cuervo	46,92	32,14	25,14	21,71	-	31,33
LE2	D	El Cuervo	45,75	35,18		22,48	-	31,94

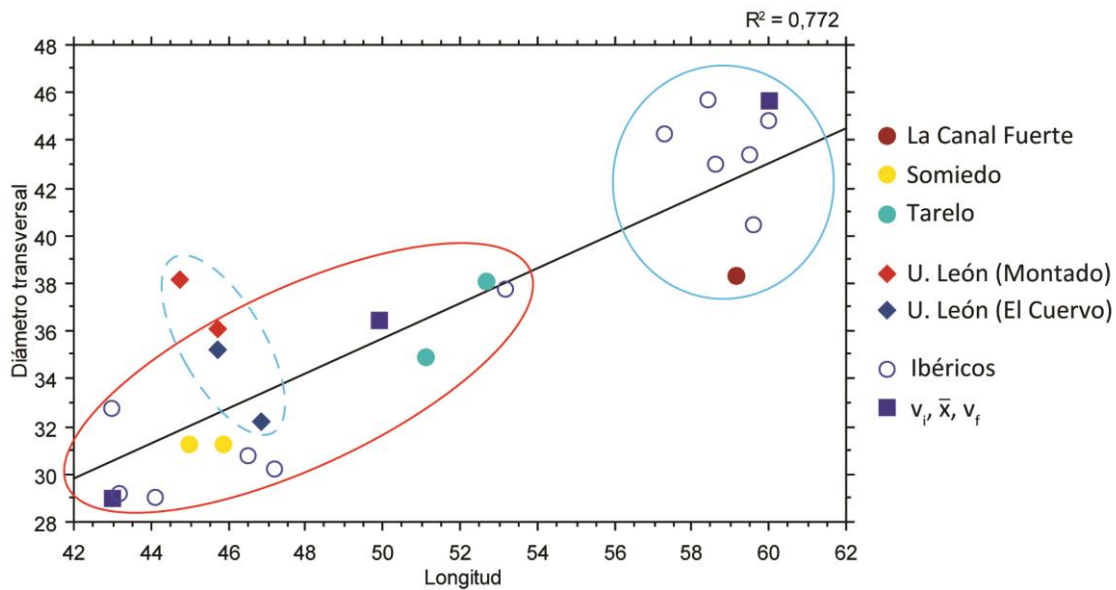


Figura 160. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la rótula.

Se ajusta bastante bien a una recta. Machos y hembras se separan perfectamente, sin embargo los machos actuales nuevamente se sitúan con las hembras.

#### I.4.6. Sesamoideos

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) longitud de la articulación; (4) diámetro transversal de la articulación.

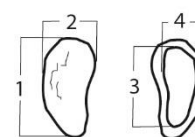


Figura 161. Medidas tomadas en los sesamoideos.

NMI: 1 fósil

Tabla 63. Medidas de los sesamoideos de *U. arctos*.

Cueva	Sigla	1	2	3	4
PU	PUR-82	19,58	8,43	15,16	8,06

#### I.4.7. Astrágalo

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior; (4) diámetro anteroposterior mínimo; (5) diámetro transversal de la tróclea; (6) diámetro transversal del collum; (7) diámetro transversal de la cabeza; (8) diámetro diagonal proximal.

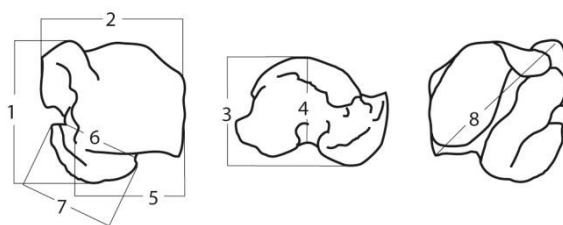


Figura 162. Medidas tomadas en el astrágalo.

NMI: 8 fósiles + 1 actual

Tabla 64. Medidas del astrágalo de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8
AR	S	ARLU-56	45,45							
VA	S	VA87/14D/162	43,93	47,49	31,65	19,88	38,97	29,74	32,38	55,07
PC	D	CGLL-032	45,59	49,67	34,24	21,02	38,72	28,92	33,69	52,14
PC	S	CGLL-033	47,03	50,6	32,94	20,57	40,5	28,26	34,34	53,08
PP	S	SIPA-119				21,19	35,82	32,27		
PP	D	SIPA-120	45,63	51,33	27,62	20,12	34,61	33,34	36,48	51,5
SO	S	SH5-98-S29-005	42,42	44,23	31,65	22,96	34,13	28,68	29,61	44,41
SO	D	SH5-98-S28-005	41,58	44,09	32,13	23,17	34,92	30,26	31,08	45,91
SO	S	SH5-97-T29-55	40,6	45,34	30,1	21,31	34,97	25,25	29,67	46,97
SO	D	SH5-97-T29-46	39,68	45,33	29,92	22,1	32,45	24,61	29,49	46,28
SO	S	SH5-98-S28-088	52,36	58,19	39,59	29,69	42,47	32,82	36,64	60,39
SO	D	SH5-98-S28-038	54,4	57,18	39,68	28,61	42,39	32,89	36,95	59,68
TA	D	TA-Lu-a-39	51,56	44,73	31,7	20,68	40,34	29,22		53,47
LE1	S			45,59	30,23	23,85				

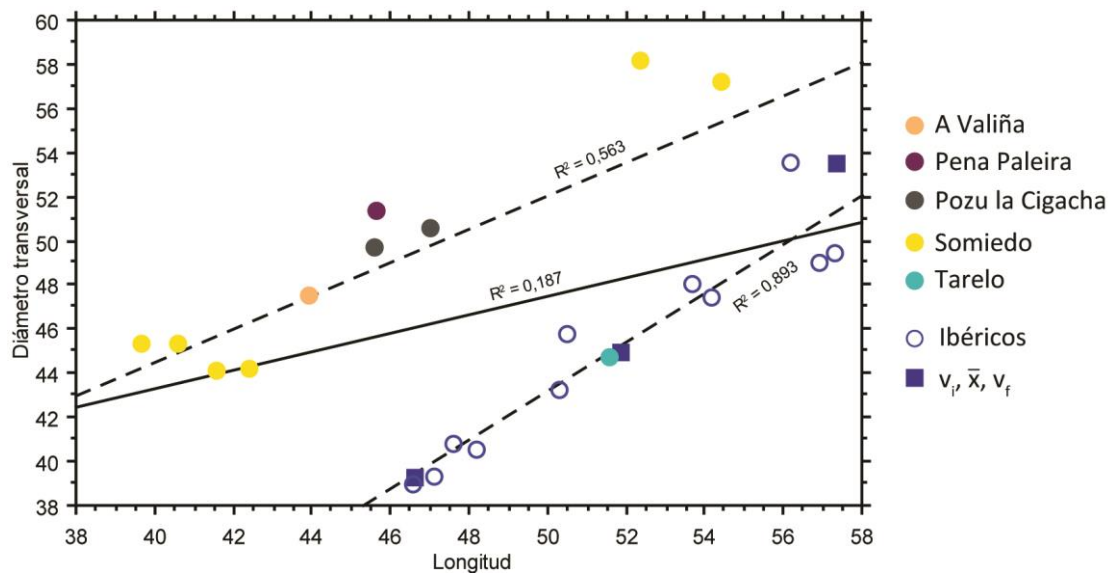


Figura 163. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal del astrágalo.

Para el astrágalo las medidas de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) y las de este trabajo no son equiparables puesto que, como se ve en la gráfica, se pueden agrupar a una recta por separado. El  $R^2$  de la muestra total es de tan solo 0,187, sin embargo la muestra ibérica por separado arroja un  $R^2$  de 0,893, y la muestra medida por mí de un 0,563 (al eliminar el valor de Tarelo, que queda junto a la muestra ibérica, el  $R^2$  aumenta hasta 0,922). En la muestra de Somiedo nos encontramos el juego completo de astrágalo de 3 individuos, ya que cada pareja se encontró en la misma cuadrícula y las medidas son muy similares. En la parte superior derecha se encuentra un macho, y en la inferior izquierda tendríamos dos hembras. En el medio de la distribución aparecen Pena Paleira y Pozu La Cigacha, ambos subadultos machos. En A Valiña parece que hay al menos un macho grande y dos hembras pequeñas, por lo que este astrágalo podría pertenecer a una de las hembras. Aunque por la falta de la medida de la longitud no se ha podido incluir el esqueleto montado de la Universidad de León, según su diámetro transversal (45,59 mm) se situaría con las hembras.

#### 1.4.8. Calcáneo

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior; (4) diámetro transversal del tuber; (5) diámetro anteroposterior del tuber; (6) longitud del manubrio; (7) longitud del sustentaculum tali.

NMI: 6 fósiles + 2 actuales

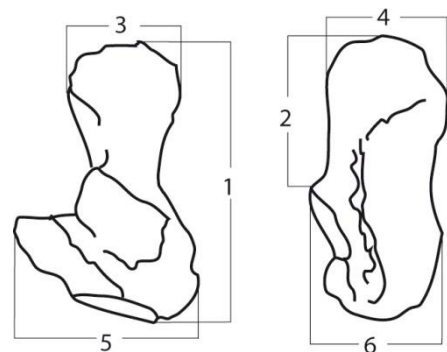


Figura 164. Medidas tomadas en el calcáneo.

Tabla 65. Medidas del calcáneo de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7
CF	S	LCF-138	89,23	56,86	34,28	48,26	37,18		42,91 43,59
PC	D	CGLL-031		49,55	43,45				31,68
PC	S	CGLL-036		48,78	48,21				34,09
PP	D	SIPA-100							27,94
PP	S	SIPA-101							26,63
SO	D	SH5-97-T29-4		75,13	46,93		40,67	25,90	31,89 38,23 26,38
SO	S	SH5-97-T29-51		75,20	47,46		40,40	26,02	30,62 37,95 28,99
SO	S	SH5-98-S28-099		95,92	61,16		49,76	32,07	38,30 50,90 41,01
TA	S	TA-Lu-c-29		79,87	51,01		41,45	26,38	32,80 38,88 31,77
TA	D	TA-Lu-c-28		79,26	51,72		41,84	27,21	32,75 38,38 30,72
LE1	D			78,64	48,27		44,56	29,72	34,73 44,53
LE1	S			82,37	45,08		43,68	28,45	34,97 44,06
LE2	S	El Cuervo						28,35	33,92 42,53
LE2	D	El Cuervo						26,71	32,79 43,09

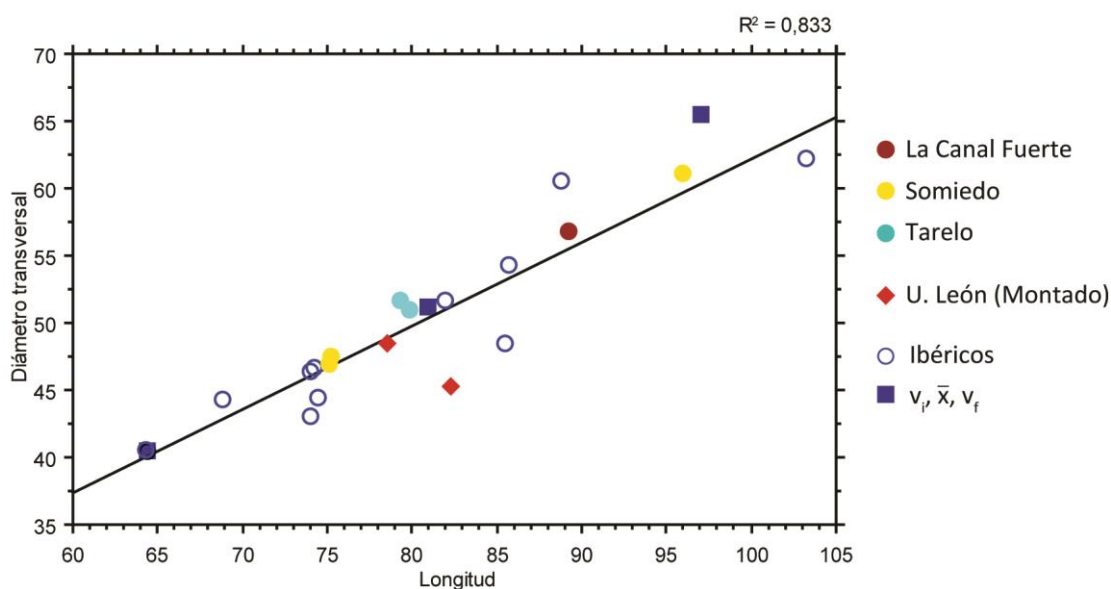


Figura 165. Gráfica biviada de la longitud frente al diámetro transversal del calcáneo.

Se ajusta muy bien a una recta. En la parte superior derecha se sitúan los machos de La Canal Fuerte y Somiedo. En la parte media e inferior las hembras de Somiedo y Tarelo, junto a las cuales se sitúa el macho actual.

#### 1.4.9. Cuboide

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.



Figura 166. Medidas tomadas en el cuboide.

NMI: 4 fósiles

Tabla 66. Medidas del cuboide de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
PP	D	SIPA-121	27,09	35,89	34,98
SO	D	SH5-97-T29-40	22,03	28,16	32,28
SO	D	SH5-98-U30-029	25,82	28,27	35,98
SO	S	SH5-98-S28-102	27,87	32,82	40,09

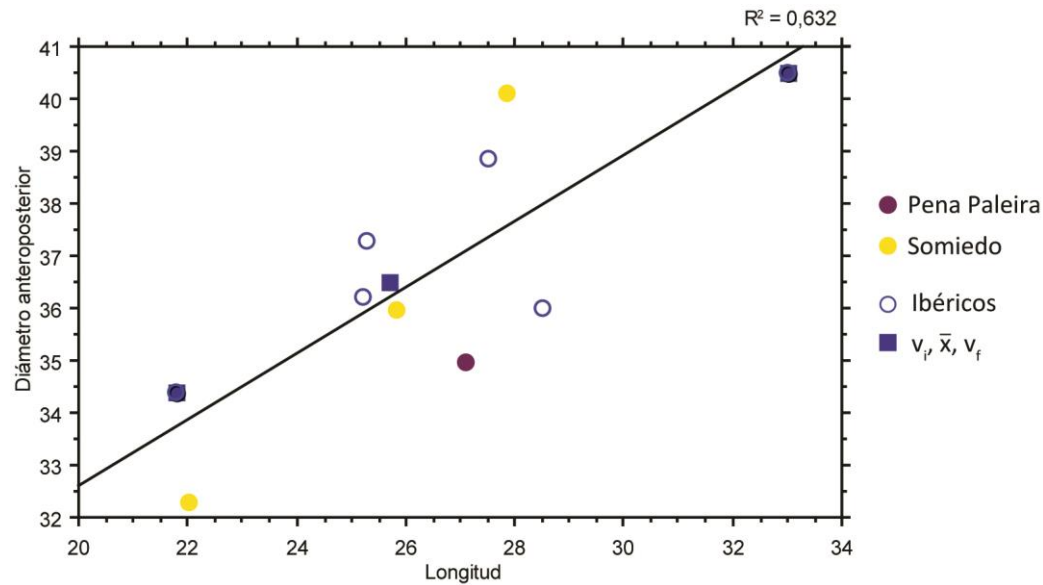


Figura 167. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro anteroposterior del cuboide.

El tamaño muestral tanto de los restos medidos en este trabajo como en el de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) es pequeño. De Pena Paleira el ejemplar pertenece al macho subadulto, siendo en este caso un hueso de tamaño medio con respecto a otros de la muestra. De Somiedo tenemos tres individuos: un macho, una hembra (la más pequeña de toda la muestra ibérica) y otro dudoso.

#### 1.4.10. Escafoide

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.

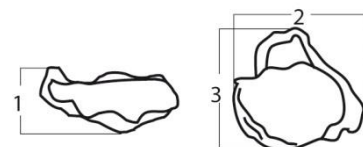


Figura 168. Medidas tomadas en el escafoide.

NMI: 6 fósiles

Tabla 67. Medidas del escafoides de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
PC	S	CGLL-035	18,8	42,63	34,52
PP	D	SIPA-122	18,06	35,85	36,79
SO	D	SH5-97-T29-43	14,96	34,13	29,19
SO	S	SH5-97-T29-61	14,13	33,91	28,66
SO	S	SH5-98-S29-008	16,76	36,85	34,01
SO	S	SH5-98-S28-098	26,92	46,41	36,96
TA	D	TA-Lu-c-35	14,91	39,33	32,18

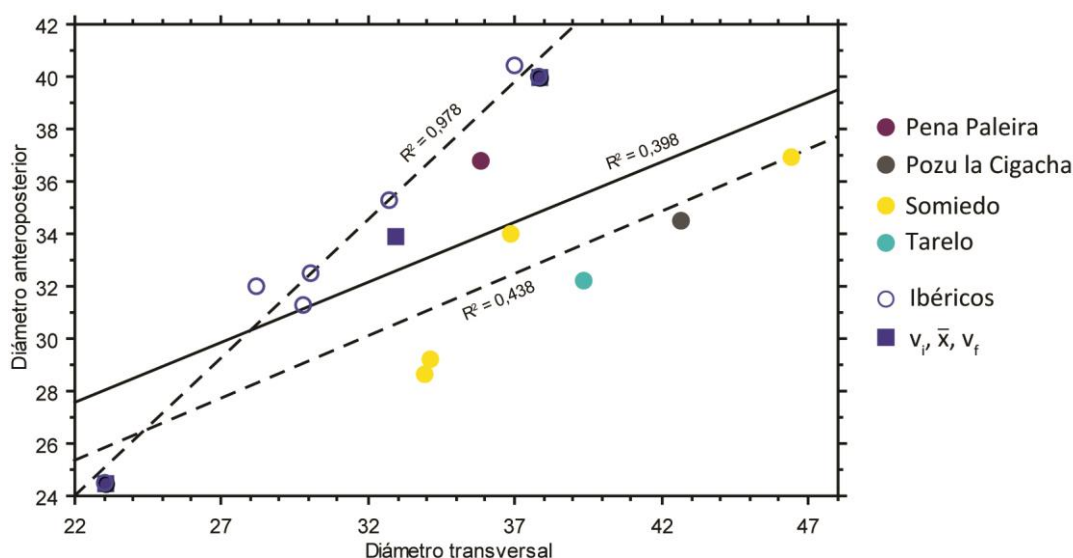


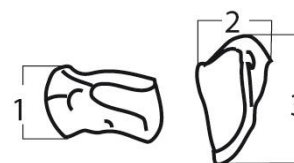
Figura 169. Gráfica bivariada del diámetro transversal frente al diámetro anteroposterior del escafoide.

Aquí parece que sucede lo mismo que con el astrágalo, y es que dividiendo la muestra según el autor de las medidas se obtienen mejores rectas. En el caso de las pertenecientes a de Torres Pérez-Hidalgo (1984) se ajusta muy bien a una recta. En el caso de las de este trabajo, si se le quita el valor de Pena Paleira pasa de un  $R^2$  de 0,438 a 0,832.

De Somiedo tenemos 3 individuos, un macho, una hembra, y otro dudoso que cae cerca de los subadultos machos de Pena Paleira y Pozu La Cigacha.

#### 1.4.11. Primer cuneiforme

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.



NMI: 3 fósiles

Figura 170. Medidas tomadas en el primer cuneiforme.

Tabla 68. Medidas del primer cuneiforme de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
CF	D	LCF-144	13,58	13,65	26,11
SO	D	SH5-98-S28-070	21,01	18,16	28,87
SO	D	SH5-97-T29-044	14,53	12,38	21,74
SO	S	SH5-97-T29-054	14,32	11,53	22,06

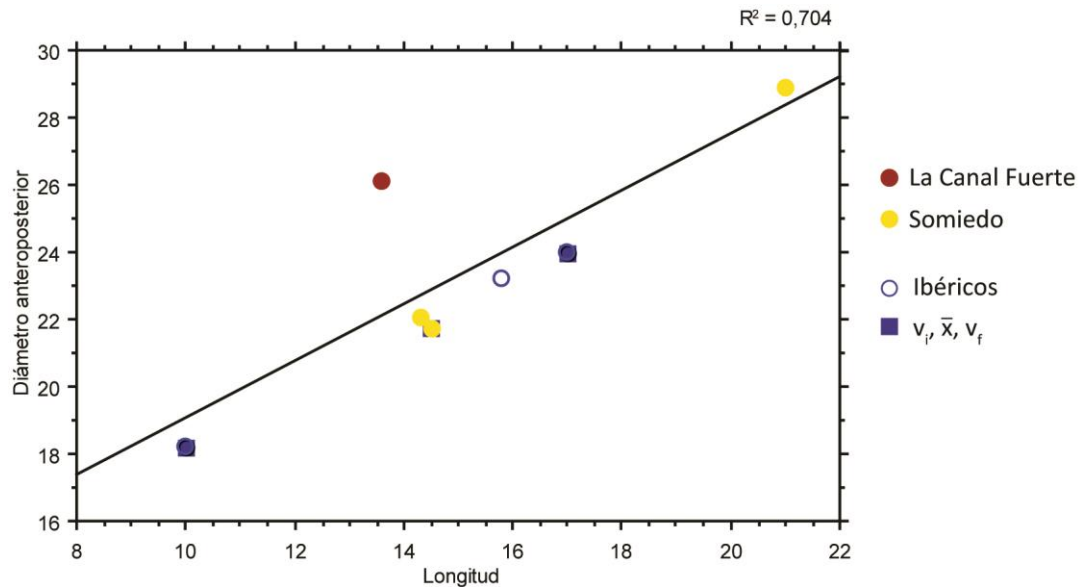


Figura 171. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro anteroposterior del primer cuneiforme.

Se ajusta bien a una recta, sin embargo el número de datos es pequeño, siendo en general, de mayor tamaño los primeros cuneiformes que se han medido en este trabajo. La muestra ibérica consta de tres restos de tres cuevas y los nuestros de 4, procedentes de 3 individuos diferentes. Uno pertenece a La Canal Fuerte y los otros dos son de Somiedo, siendo el más grande un macho. Al no tener un tamaño muestra mayor, no podemos asegurar a que sexo pertenezcan los otros dos restos estudiados.

#### 1.4.12. Segundo cuneiforme

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.



NMI: 4 fósiles

Figura 172. Medidas tomadas en el segundo cuneiforme.



Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
CF	S	LCF-145	17,73	14,08	23,33
CF	S	LCF-146	18,38	14,56	24,67
PP	D	SIPA-126	12,35	14,19	19,73
SO	D	SH5-98-S28-083	14,69	15,87	24,60

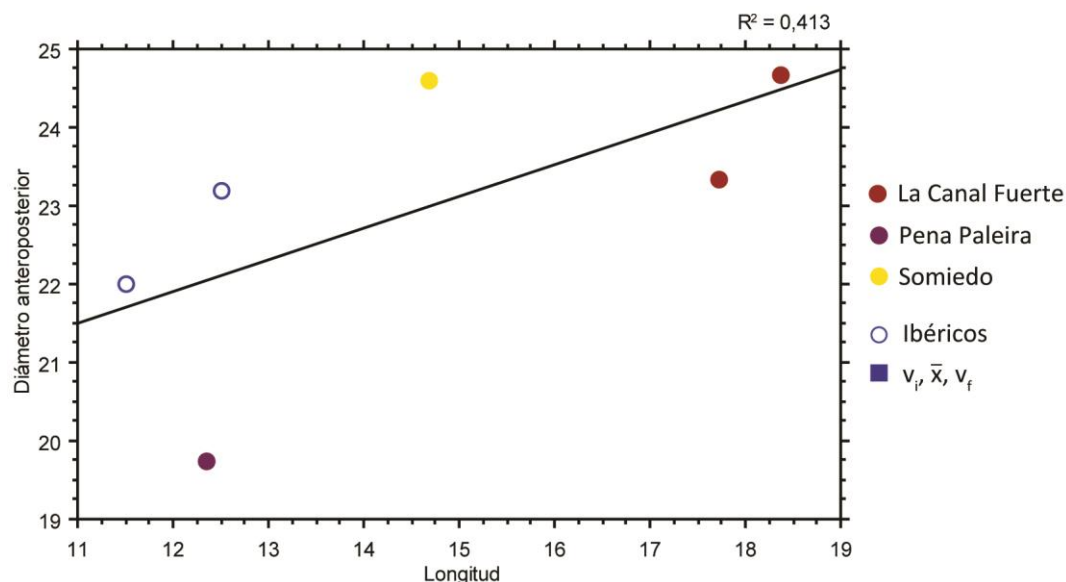


Figura 173. Gráfica bivariada de la longitud y el diámetro anteroposterior del segundo cuneiforme.

No se ajusta demasiado bien a una recta. El tamaño muestral es muy pequeño: solamente dos datos de la muestra ibérica, y cuatro procedentes todos de individuos diferentes medidos en este trabajo. Es difícil precisar a qué sexo pertenecerían los individuos, aunque los de La Canal Fuerte, que son más grandes podrían pertenecer a dos machos diferentes, lo mismo que el de Somiedo. El de Pena Paleira pertenece al macho subadulto, sin embargo es el más pequeño de la muestra.

Tanto en esta gráfica, como en otras pertenecientes a huesos del tarso, se observa que los subadultos como el de Pena Paleira o el de La Cigacha no alcanzan tamaños tan grandes como los de otros machos. Esto es que todavía los huesos del carpo y del tarso se encuentran en crecimiento. Estos huesos aunque ya tienen el aspecto de adultos, todavía siguen creciendo por los bordes y aumentarán de tamaño hasta llegar a la edad adulta en la que todos los demás huesos de las patas se hayan fusionado.

#### 1.4.13. Tercer cuneiforme

(1) Longitud; (2) diámetro transversal; (3) diámetro anteroposterior.

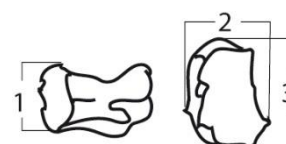


Figura 174. Medidas tomadas en el tercer cuneiforme.

NMI: 5 fósiles

Tabla 69. Medidas del tercer cuneiforme de *U. arctos*.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3
CF	D	LCF-143	25,36	19,15	19,25
PP	S	SIPA-127		20,84	
SO	D	SH5-98-S28-106	19,71	24,77	28,68
SO	S	SH5-98-U30-050	20,31	26,31	26,27
SO	D	SH5-97-T29-33	14,46	17,04	21,82
TA	D	TA-Lu-c-37	11,29	17,10	22,41

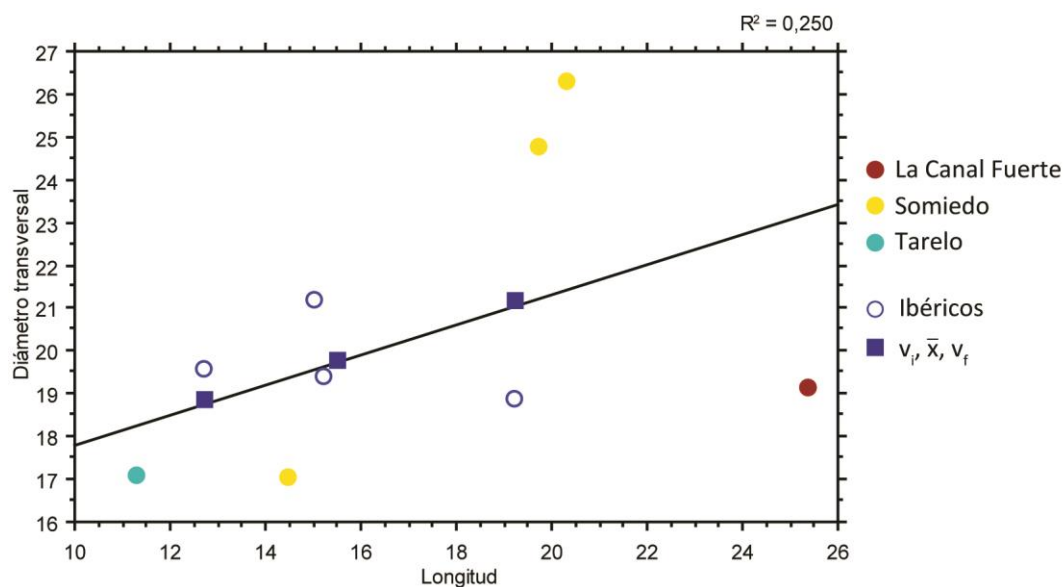


Figura 175. Gráfica bivariada de la longitud y el diámetro transversal del tercer cuneiforme.

Como en el caso de los otros cuneiformes para el tercero también hay pocos datos, situándose los de de Torres Pérez-Hidalgo (1984) en el medio de la distribución. Entre los más pequeños estaría una hembra de Tarelo y otra de Somiedo, mientras que los más grandes parecen ser un individuo de la Canal Fuerte, posiblemente el macho grande, y lo que podrían ser uno o dos individuos de Somiedo (seguramente el mismo).

#### 1.4.14. Primer metatarsiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9)

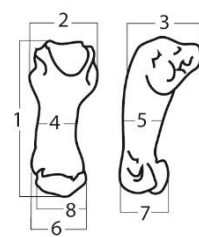


Figura 176.  
Medidas tomadas  
en el primer  
metatarsiano

índice de robustez (diámetro transversal distal x 100 / longitud).

NMI: 10 fósiles + 2 actuales

Tabla 70. Medidas del primer metatarsiano de *U. arctos*. \* = patológico.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
VA	S	VA87/17F/8	65,53	21,99	19,13	9,89	12,07	16,95	13,10	13,60	25,87
CF	D	LCF-124	68,43	21,70	16,03	10,26	10,62	16,92	16,10	14,81	24,73
CF	S	LCF-125	68,70	22,14	17,09	10,45	9,35	17,45	15,87	14,52	25,40
CF	D	LCF-126	72,97	18,15	23,56	11,57	11,17	18,08	16,02	13,73	24,78
CF*	D	LCF-128	65,25	19,84	17,18	9,14	11,52	15,48	14,15	13,87	23,72
CV	S	CCV-009	69,77	22,87	25,16	10,39	13,24	16,44	14,13	13,46	23,56
PP	S	SIPA-5				10,31	8,61	11,67	13,93	11,71	
SO	D	SH5-98-S28-045	74,76	24,33	25,01	10,82	12,22	18,87	16,53	13,71	25,24
SO	D	SH5-98-S29-012	69,86	19,94	20,14	9,32	10,60	16,96	14,24	17,09	24,28
SO	D	SH5-98-S28-028	72,64	21,54	18,95	9,33	10,74	17,72	15,47	13,34	24,39
SO	S	SH5-97-T29-39	62,63	18,59	21,53	9,68	10,09	15,59	12,9	12,47	24,89
SO	S	SH5-98-S28-058	81,36	25,05	24,31	11,64	11,31	20,54	18,93	16,41	25,25
TA	S	TA-Lu-c-25	61,27	21,79	22,49	9,27	10,88	15,33	13,32	11,32	25,02
LE1	D		62,68	18,01	21,42	9,82	10,67	15,87	12,52	11,36	25,32
LE1	S		65,52		19,89	9,59	13,29	14,69	13,11	11,31	
LE2*	D	El Cuervo				10,33	10,74	17,44	14,02	13,50	
LE2*	S	El Cuervo	65,12	20,82	20,99	11,39	12,24	19,02			

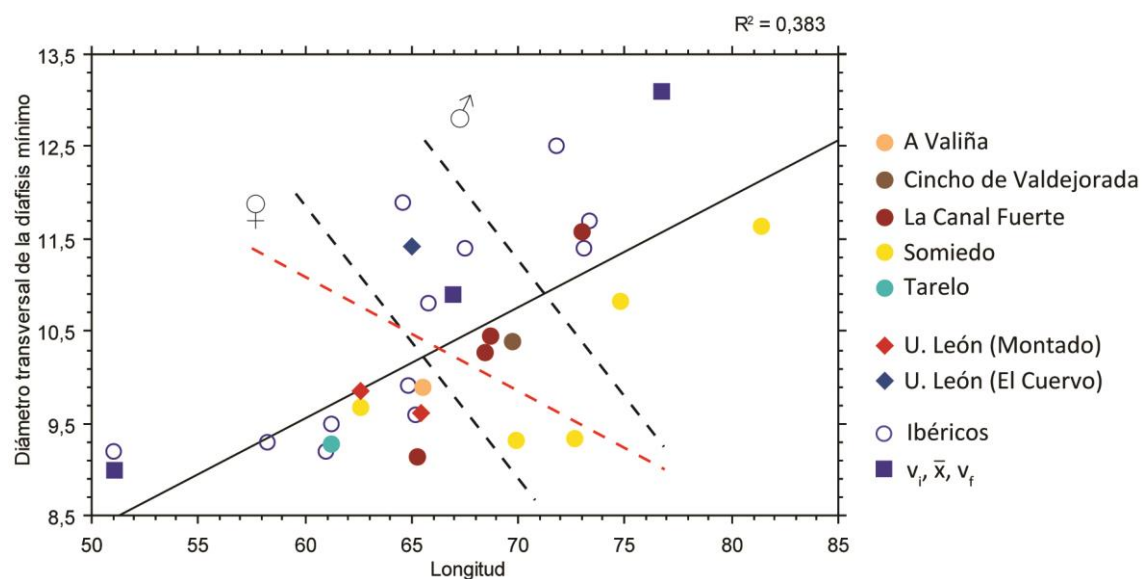


Figura 177. Gráfica biviada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del primer metatarsiano.

El primer metatarsiano no parece muy dimórfico. En la parte superior derecha de la Figura 177 nos encontramos con un dato de La Canal Fuerte y dos de Somiedo. Estas se pueden deber al macho grande de La Canal Fuerte y al macho de Somiedo. En la parte inferior izquierda nos encontramos con un primer metatarsiano de Tarelo, otro de Somiedo, otro de La Canal Fuerte y otro de A Valiña que podrían considerarse hembras. Junto a estas medidas también cae el macho actual (montado). El otro macho (El Cuervo) se sitúa en la parte media de la distribución. A pesar de que la longitud es semejante, éste último es más ancho, es decir, más robusto, sin embargo cabe destacar que presenta patologías que engrosan el hueso, aunque se ha intentado medir evitándolas cuando era posible. En la parte central de la gráfica

nos encontramos con un hueso proveniente de El Cincho de Valdejorada, dos de La Canal Fuerte y otros dos de Somiedo. Según otras medidas de otros huesos, estos ejemplares de El Cincho de Valdejorada y La Canal Fuerte serían machos. El problema viene con Somiedo. Sabemos que el número de restos de oso pardo en Somiedo es de entre 9 y 23 individuos (Pinto Llona, com, pers.), aunque en la muestra estudiada hasta el momento parece que solo hay 4 individuos adultos (3 hembras y un macho). Si atendemos a las medidas más grandes, tenemos un primer metatarsiano derecho y otro izquierdo, por lo que aunque su tamaño sea sensiblemente diferente, no se puede descartar que no sea el mismo individuo. En la medida más pequeña tenemos un metápodo izquierdo, que no se puede tampoco descartar que sea la pareja del siguiente en tamaño que es uno derecho y que cae en la zona ambigua. También en esta zona hay metatarsiano derecho.

- SH5-98-S28-058 (S): 81,36 - Macho
- SH5-98-S28-045 (D): 74,76 - Macho
- SH5-98-S28-028 (D): 72,64 - Dudoso
- SH5-98-S29-012 (D): 69,86 - Dudoso
- SH5-97-T29-39 (S): 62,63 - Hembra

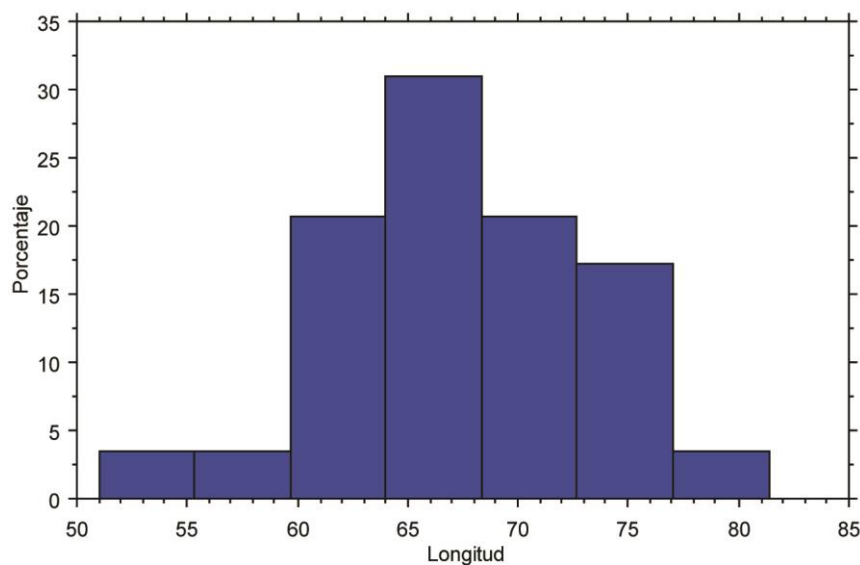


Figura 178. Histograma de la longitud del primer metatarsiano.

Hay una sola moda. En la zona centro se acumulan hembras grandes, machos actuales y machos pequeños.

#### 1.4.15. Segundo metatarsiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro

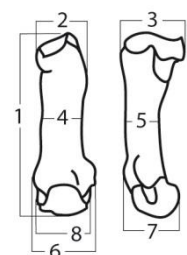


Figura 179.  
Medidas tomadas  
en el segundo  
metatarsiano.

anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro transversal distal x 100 / longitud).

NMI: 5 fósiles + 2 actuales

Tabla 71. Medidas del segundo metatarsiano de *U. arctos*. \* = patológico.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
PP	S	SIPA-92		16,15	22,73	13,50	12,30				
PP	D	SIPA-95		16,38		13,25	12,18				
SO	D	SH5-98-97-S29-009	76,25	13,53	22,78	12,92	9,04	18,19	15,02	14,27	23,86
SO	D	SH5-97-T29-7	71,99	11,31	20,10	12,30	8,14	17,11	14,04	14,46	23,77
SO	D	SH5-98-S28-044	83,73	16,70	27,17	13,91	11,30	21,08	18,50	16,88	25,18
SO	S	SH5-97-T29-088	71,84	13,32	20,64	12,13	8,28	17,51	14,31	14,12	24,37
SO	S	SH5-98-S28-006	75,59	15,17	22,39	12,88	8,82	18,52	14,81	14,10	24,50
TA	S	TA-Lu-c-23	69,28	13,06	21,63	11,01	7,75	18,07	15,25	10,95	26,08
TA	D	TA-Lu-c-24	69,74	12,68	21,98	11,16	8,05	18,38	14,96	11,52	26,36
LE1	D		69,25	13,12		12,03		18,64		13,06	26,92
LE1	S		69,07	13,57		11,47		18,35		13,00	26,57
LE2*	D	El Cuervo				10,95	8,57	16,60		13,45	
LE2*	S	El Cuervo	61,71	11,07		11,00		17,08		13,32	27,68

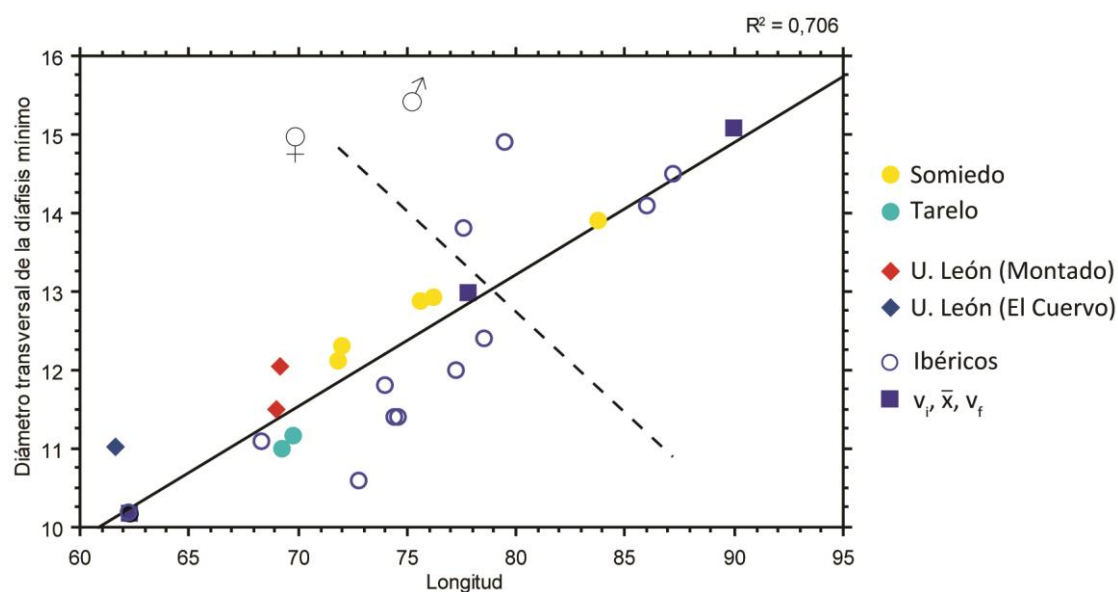


Figura 180. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del segundo metatarsiano.

Se ajusta bastante bien a una recta. Parece que se pueden separar machos de hembras, aunque en este caso el único macho que parece que existe en nuestra muestra es el de Somiedo. El macho actual (Montado) cae junto a las hembras de Tarelo y Somiedo, mientras que El Cuervo se sitúa en el límite inferior de la distribución.

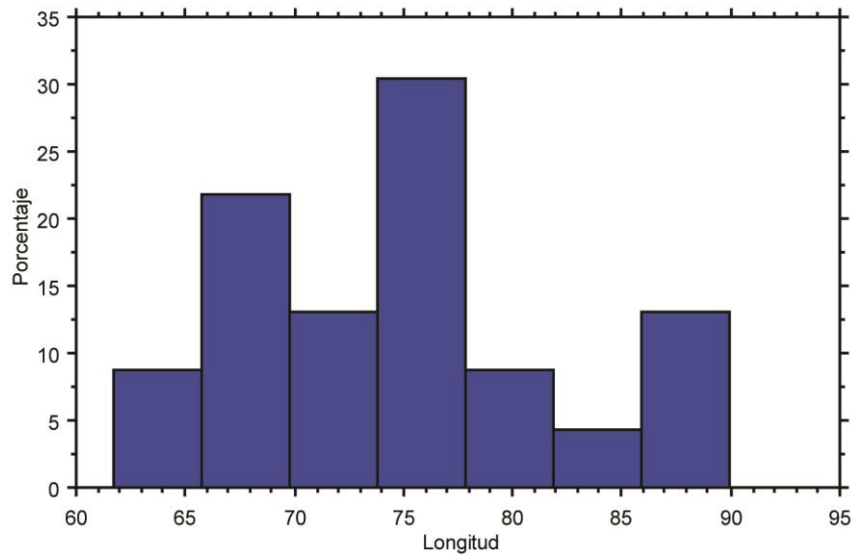


Figura 181. Histograma de la longitud del segundo metatarsiano.

Se aprecian dos modas. Una situada en el centro y que debe incluir a machos pequeños y hembras grandes, y otra que se sitúa en el medio de la distribución de las hembras y en la que se sitúa el macho actual "montado".

#### 1.4.16. Tercer metatarsiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro transversal distal x 100 / longitud).

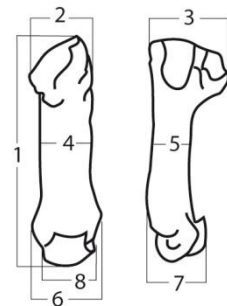


Figura 182. Medidas tomadas en el tercer metatarsiano.

NMI: 8 fósiles+ 2 actuales

Tabla 72. Medidas del tercer metatarsiano de *U. arctos*. \* = patológico.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CF	S	LCF-129	72,45	13,05	21,44	11,60	9,01	17,69	15,37	14,58	24,42
CF	S	LCF-130	80,13	17,13	24,68	12,89	12,76	20,02	17,69	15,50	24,98
PC	S	CGLL-028		17,37	27,87	12,24	9,85	19,35			
PP	S	SIPA-6		18,66	26,45	13,56	11,02				
PP	D	SIPA-96			28,84						
SO	D	SH5-97-T29-42	76,67	16,13	23,05	12,43	9,29	16,70	14,22	14,10	21,78
SO	D	SH5-98-V30-016	82,30	16,04	26,57	13,78	11,19	18,12	16,63	15,97	22,02
SO	D	SH5-98-R29-001	81,36	17,06	25,03	12,95	9,49	18,16	14,64	14,55	22,32
SO	S	SH5-97-T29-59	74,86	14,80	23,73	12,34	9,84	18,10	14,20	14,09	24,18

SO	S	SH5-98-S28-075	88,95	20,26	30,67	13,98	13,04	20,67	18,99	16,89	23,24
SO	S	SH5-98-T31-002	80,56	16,71	25,57	13,21	9,36	18,80	14,62	13,99	23,34
TA	D	TA-Lu-c-22	76,29	15,61	23,37	12,11	9,44	18,13	16,89	13,41	23,76
LE1	D		75,92	15,13		12,22		19,15		13,47	25,22
LE1	S		74,17	13,37		12,43		18,21		13,52	24,55
LE2*	D	El Cuervo		15,15		12,08	12,09	18,88	16,32	13,64	
LE2*	S	El Cuervo				11,80		19,51		12,19	

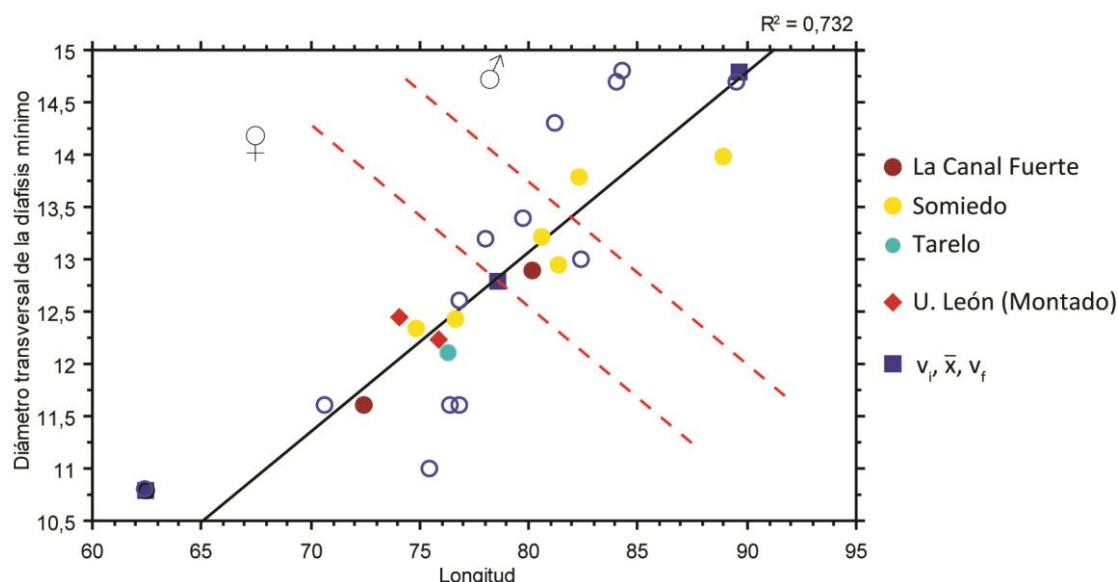


Figura 183. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del tercer metatarsiano.

Se ajusta bastante bien a una recta. Es difícil separarlos por sexos en la parte media. En la parte inferior izquierda de la Figura 183, se encuentran las hembras, una de La Canal Fuerte, otra de Tarelo y al menos otra hembra de Somiedo. Junto a estas se encuentra un macho actual. En la parte media, otro individuo de La Canal Fuerte que podría ser uno de los dos machos, y el resto de individuos pertenecen a Somiedo. El número mínimo de individuos, si tenemos en cuenta la cantidad de terceros metacarpianos derechos o izquierdos sería de tres. Pero parece que al menos habría cuatro individuos ya que el más grande parece no ser la pareja de ninguno de los otros metápodos:

- SH5-97-T29-59 (S): 74,86 – Hembra – Individuo 1
- SH5-97-T29-42 (D): 76,67 – Hembra – Individuo 1
- SH5-98-T31-002 (S): 80,56 – Macho dudoso – Individuo 2
- SH5-98-R29-001 (D): 81,36 – Macho dudoso – Individuo 2
- SH5-98-V30-016 (D): 82,30 – Macho – Individuo 3
- SH5-98-S28-075 (S): 88,95 – Macho – Individuo 4

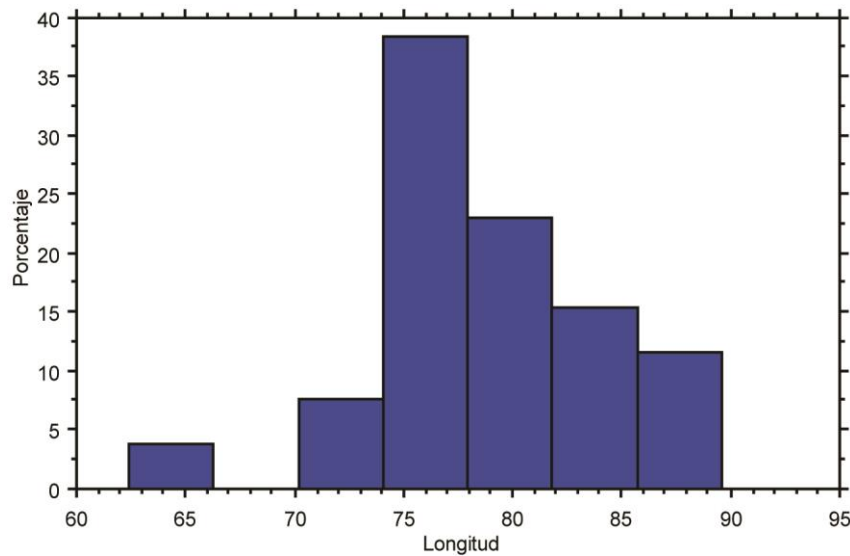


Figura 184. Histograma de la longitud del tercer metatarsiano.

Hay una moda principal, en la que se agrupan las hembras y los machos actuales.

#### 1.4.17. Cuarto metatarsiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro transversal distal x 100 / longitud).

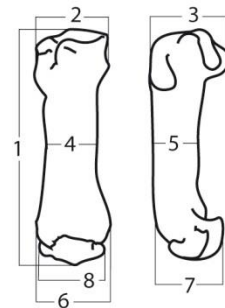


Figura 185. Medidas tomadas en el cuarto metatarsiano.

NMI: 10 fósiles + 2 actuales

Tabla 73. Medidas del cuarto metatarsiano de *U. arctos*. \* = patológico.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CF	D	LCF-127	78,13	16,82	25,10	11,70	9,90	17,23	15,57	15,10	22,05
PC	D	CGLL-027		20,39	26,66	13,58	11,22				
PP	S	SIPA-58	76,58	15,90	22,53	10,50	9,86	17,57	17,37	14,99	22,94
PP	S	SIPA-93		27,97	26,07	13,88	11,38				
PP	D	SIPA-97		22,16	27,75						
PU	S	PUR-66	87,32	21,05	25,00	13,77	12,81	21,18	18,50	14,68	24,26
SO	S	SH5-97-T29-34	83,76	17,06	23,31	12,11	9,82	17,74	14,41	15,47	21,18
SO	S	SH5-S29-003	87,84	18,35	24,14	12,55	10,86	18,28	15,06	16,04	20,81
SO	S	SH5-97-U29-21	89,20	20,56	26,33	13,89	12,82	19,36	17,31	16,36	21,70
SO	S	SH5-98-S28-010	95,13	26,41	28,60	14,97	12,33	22,59	18,75	18,12	23,75
SO	D	SH5-98-S28-060	96,43	26,00	29,27	14,70	12,91	21,89	18,31	17,81	22,70
VA	D	VA88/14C/52		12,50	18,09	10,57	10,04				
LE1	D		81,44	17,00	24,64	12,35		18,70		14,40	22,96



LE1	S		79,26	18,75	23,62	12,07	12,96	19,38	14,12	24,45
LE2*	D	El Cuervo	75,70			12,59	12,89	18,28	14,87	24,15
LE2*	S	El Cuervo	77,55			12,84		20,66	14,24	26,64

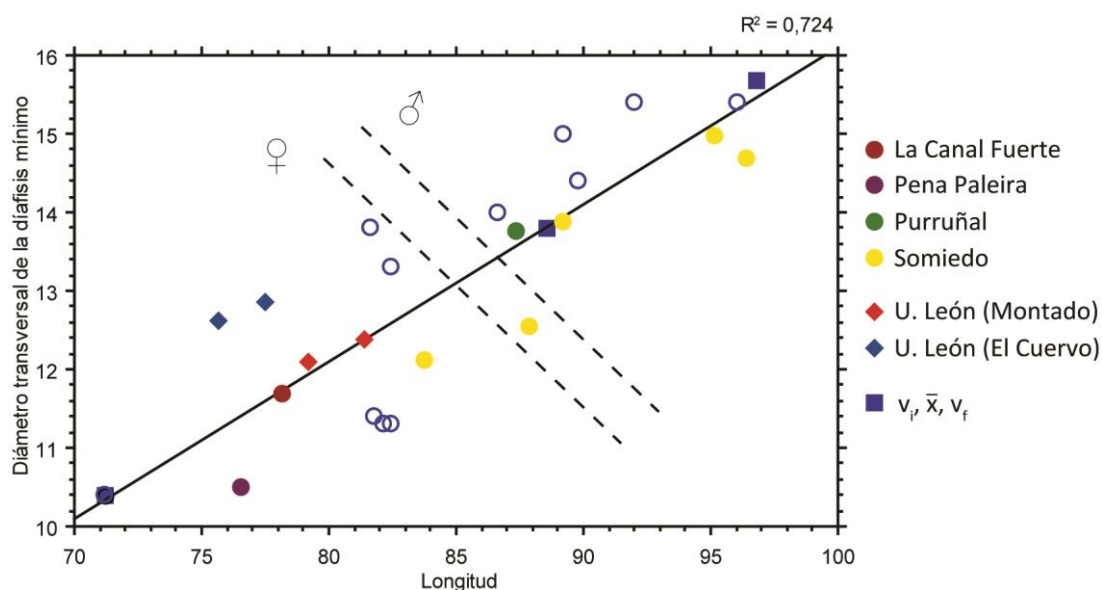


Figura 186. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del cuarto metatarsiano.

Se ajusta bastante bien a una recta. En la parte inferior izquierda de la Figura 186 nos encontramos a los machos actuales, a una hembra de Pena Paleira y otra la de La Canal. En la parte superior derecha estaría al menos un macho de Somiedo y en la parte central, donde se separarían los sexos estaría por la parte de los machos el individuo de Purruñal y lo que podría ser un macho de Somiedo. Del lado de las hembras estarían otros dos individuos dudosos, especialmente el de mayor longitud podría ser un macho. Parece que sucede lo mismo que con el tercer metatarsiano en cuanto a individuos de Somiedo.

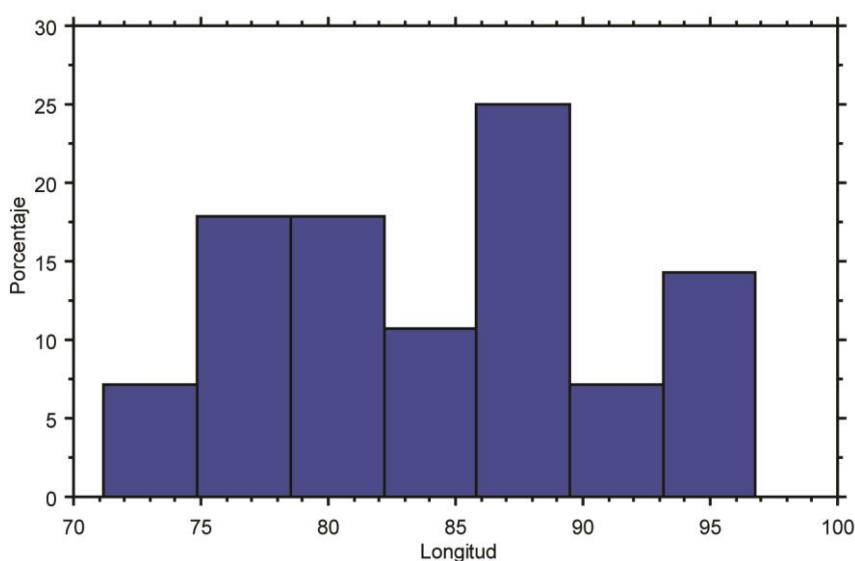


Figura 187. Histograma de la longitud del cuarto metatarsiano.

Existen dos modas principales. La mayor se sitúa con los machos pequeños, y la menor con las hembras y los machos actuales.

#### 1.4.18. Quinto metatarsiano

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal; (8) diámetro transversal de la articulación distal; (9) índice de robustez (diámetro transversal distal x

100/ longitud).

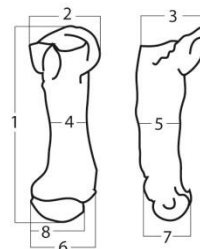


Figura 188.  
Medidas tomadas  
en el quinto  
metatarsiano.

NMI: 6 fósiles + 2 actuales

Tabla 74. Medidas del quinto metatarsiano de *U. arctos*. \* = patológico.

Cueva	Lado	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	8	9
CF	D	LCF-136	88,90	23,54	24,29	11,42	10,33	20,33	16,74	16,53	22,87
PP	S	SIPA-94		23,85		15,52					
SO	D	SH5-97-T29-36	88,04	23,01	24,17	11,57	10,29	20,17	15,19	17,14	22,91
SO	S	SH5-97-T29-087	87,46	22,44	24,36	11,82	9,91	19,97	14,95	16,64	22,83
SO	S	SH5-98-S28-076	98,69	29,08	31,56	14,51	13,29	23,45	19,28	18,62	23,76
TA	S	TA-Lu-c-20	81,53	24,25	24,58	11,18	10,61	20,42	16,49	13,33	25,05
TA	D	TA-Lu-c-19	82,26	24,14	25,74	11,09	10,71	10,06	19,39	12,76	12,23
VA	D	VA87/ LIMPIEZAEXTERIOR/4	85,51	26,34	26,43	12,75	14,65				
LE1	D		88,40	-	24,79	11,37	12,97	18,74	17,02	14,69	21,20
LE1	S		91,79	26,38	25,85	11,23	14,23	18,37	15,83	15,32	20,01
LE2*	D	El Cuervo				11,99	13,25	20,68		13,49	
LE2*	S	El Cuervo	79,28			12,40	13,63	19,55	15,20	14,18	24,66

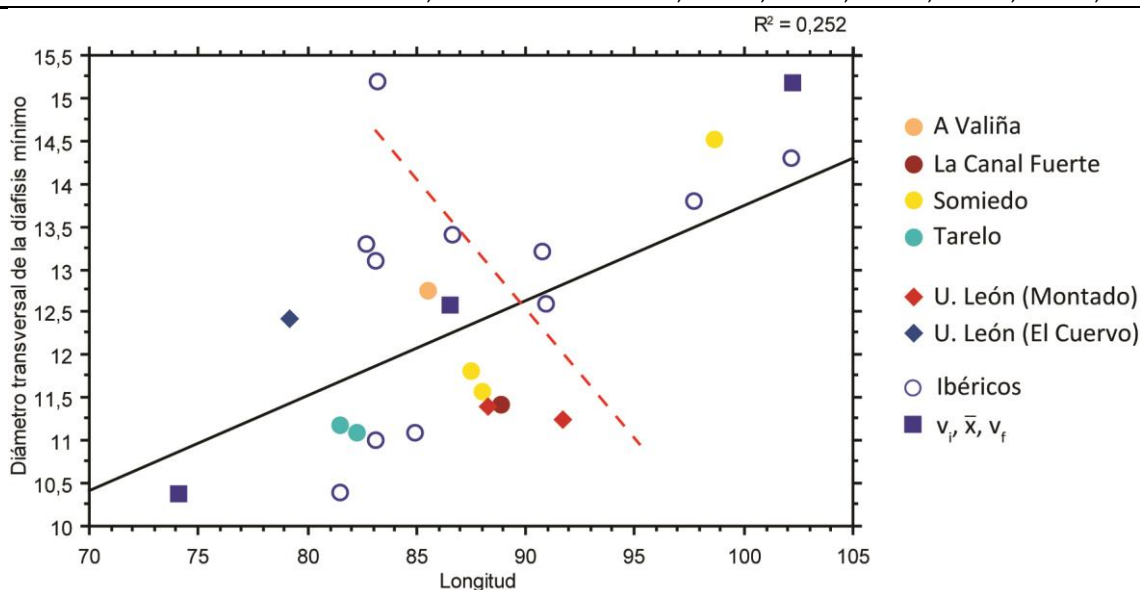
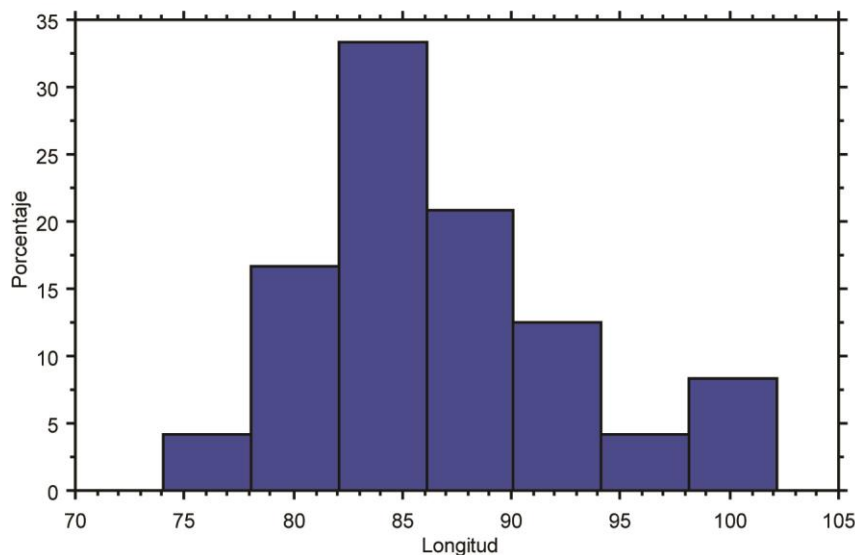


Figura 189. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal de la diáfisis mínimo del quinto metatarsiano.

A la falta de más datos con sexo conocido, podemos afirmar que el único macho de la muestra que se ha medido es uno perteneciente a Somiedo. El resto podrían ser hembras a excepción de los machos actuales que siempre se sitúan con las hembras.



Existe una moda principal que debe ser un artefacto debido la existencia de un mayor número de hembras que de machos en la muestra.

#### 1.4.19. Primera falange

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal.

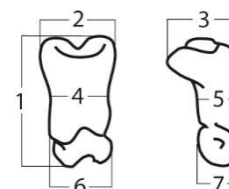


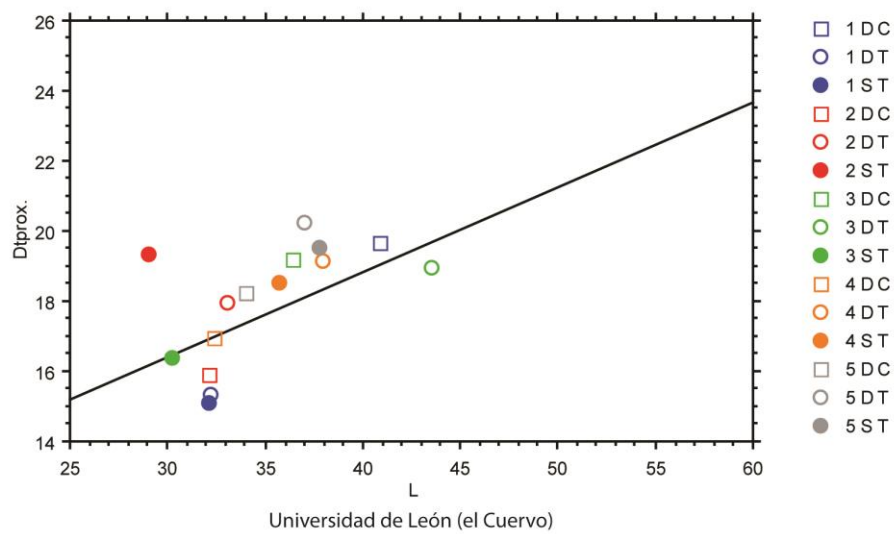
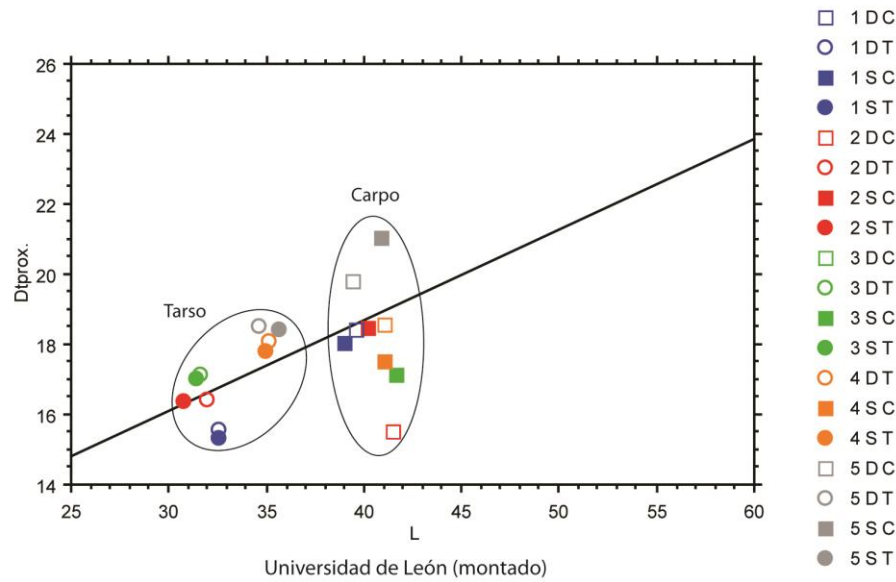
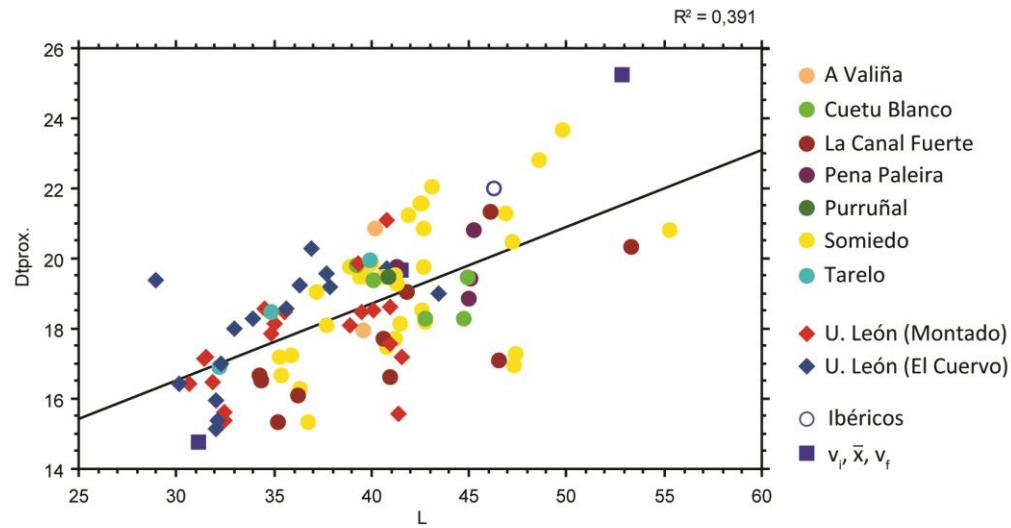
Figura 190. Medidas tomadas en la primera falange

Tabla 75. Medidas de la primera falange de *U. arctos*. \* = patológico.

Cueva	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	Dedo	Extremidad
CB	CB-030				13,37	8,96	16,06	10,65		
CB	CB-031				11,71	8,07	13,21	8,79		
CB	CB-032				9,41	7,54	12,39	8,42		
CB	CB-033				13,21	9,22	15,84	10,39		
CB	CB-034				12,04	8,22	14,88	9,20		
CB	CB-035				13,25	9,21	15,65	10,30		
CB	CB-036				13,40	8,81	15,86	11,08		
CB	CB-037				13,69	9,19	16,17	10,86		
CB	CB-038	39,28	19,81	14,06	11,71	9,02	14,09	8,76		
CB	CB-039	42,78	18,29	17,57	12,83	9,15	14,87	10,70		
CB	CB-040	44,97	19,43	17,05	13,03	9,44	15,23	12,22		
CB	CB-041	44,69	18,27	18,09	13,05	9,43	15,59	11,04		
CB	CB-042	40,09	19,39	14,99	12,64	7,63	14,87	9,37		
CF	LCF-114	40,95	16,61	14,95	12,78	9,44	12,98	9,42		
CF	LCF-115	34,29	16,66	13,48	11,62	8,98	11,05	6,87		

CF	LCF-116	34,33	16,54	13,63	11,54	9,40	12,06	8,66		
CF	LCF-117	35,19	15,33	12,96	11,29	8,92	11,74	8,64		
CF	LCF-118	36,20	16,08	11,76	10,78	8,04	16,04	11,74		
CF	LCF-119	41,80	19,06	11,03	13,75	9,49	12,92	9,59		
CF	LCF-120	46,07	21,34	17,63	14,88	11,10	15,85	11,53		
CF	LCF-121	46,54	17,08	15,20	11,99	9,43	13,07	11,37		
CF	LCF-122	53,30	20,34	17,12	12,96	10,70	14,01	12,63		
CF	LCF-123	40,60	17,70	15,17	13,69	9,79	12,92	9,58		
PC	CGLL-030				12,08	9,74	13,42	8,70		
PP	SIPA-8	41,26	19,77	15,89	12,37	8,56	13,75	8,94		
PP	SIPA-84				12,31	10,01	15,08	11,01		
PP	SIPA-85	45,28	20,79	17,15	13,14	10,01	15,18	10,05		
PP	SIPA-86	44,96	18,88	17,78	13,26	9,30	14,72	10,89		
PP	SIPA-87	45,05	19,45	17,50	13,27	9,53	14,93	10,66		
PP	SIPA-88					9,20		10,54		
PU	Pur-Lu-34	40,91	19,46	16,35	13,05	8,89	13,93	11,21		
SO	SH5-97-U29-064	30,27	14,96	14,20	10,95	8,01	13,99	11,59		
SO	SH5-98-S28-049	31,14	15,06	13,63	10,90	7,72	14,16	11,57		
SO	SH5-98-S28-094	26,41	17,11	15,43	11,89	8,98	14,31	12,19		
SO	SH5-97-T29-13	27,04	17,60	16,14	12,08	9,18	14,71	12,61		
SO	SH5-97-V29-014	25,52	14,27	12,18	10,12	7,33	12,52	9,93		
SO	SH5-98-S28-041	30,33	15,56	13,94	11,03	7,58	13,74	11,14		
SO	SH5-98-U30-005	24,77	16,51	15,25	12,43	9,11	14,24	12,46		
SO	SH5-97-U29	23,75	16,00	13,95	12,35	7,34	12,83	10,38		
SO	SH5-97-T29-14	25,12	15,76	11,57	11,81	7,98	12,39	10,01		
SO	SH5-98-S28-093	25,89	14,79	12,81	10,25	7,85	12,79	10,49		
SO	SH5-98-S28	24,83	16,92	14,95	12,75	8,98	13,90	13,15		
SO	SH5-97-T29-18	26,77	17,82	15,91	12,42	8,94	14,58	12,04		
SO	SH5-98-S28	23,18	13,78	12,37	10,69	7,40	12,50	9,79		
SO	SH5-98-S28	34,88	18,33	17,40	12,29	8,39	16,69	13,97		
SO	SH5-98-S28-084	34,22	18,57	17,36	12,87	9,14	16,46	15,18		
TA	TA-188				12,07	10,06	15,47	8,78		
TA	TA-Lu-c-42	34,83	18,46	14,54	11,92	8,76	13,89	9,05		
TA	TA-Lu-c-13	39,95	19,95	16,22	13,13	9,30	15,56	10,15		
TA	TA-Lu-c-14	32,22	16,92	14,40	12,04	8,15	13,97	8,71		
VA	VA88/16E/51	40,16	20,84	14,03	12,63	9,69	14,05	9,66		
VA	VA88/13C/4	39,61	17,94	15,14	12,11	9,79	15,05	11,31		
LE1		39,55	18,45	16,19	14,06	9,61	13,09	10,35	1	Carpo (D)
LE1		41,51	15,54	16,94	11,98	11,84	19,00	11,80	2	Carpo (D)
LE1		41,02	18,58	17,13	13,79		15,80		3	Carpo (D)
LE1*		39,37	19,80		14,46	12,08	15,62		5	Carpo (D)
LE1		38,95	18,07	15,35	12,78	9,79	14,35	10,54	1	Carpo (S)
LE1		40,22	18,47	16,53	13,23	10,54	14,96	10,50	2	Carpo (S)
LE1		41,63	17,16	14,28	11,27	10,61	14,90	10,71	3	Carpo (S)
LE1		41,08	17,54		13,89	9,75	16,12	10,28	4	Carpo (S)
LE1*		40,88	21,03	17,03	16,09	11,29	21,33	11,50	5	Carpo (S)
LE1		32,55	15,57	14,78	10,92	9,70	12,36	8,79	1	Tarso (D)
LE1		31,99	16,43		11,45	9,61	14,08		2	Tarso (D)
LE1		31,57	17,12		11,72		13,69		3	Tarso (D)
LE1		35,08	18,10		12,04	10,04	13,42	8,42	4	Tarso (D)
LE1		34,58	18,51	14,72	12,29	10,37	14,45	8,95	5	Tarso (D)
LE1		32,58	15,31	14,34	10,39		12,47		1	Tarso (S)
LE1		30,72	16,37		11,49	9,52	13,16	8,77	2	Tarso (S)
LE1		31,51	17,08		11,75		12,60		3	Tarso (S)
LE1		34,96	17,82		12,41		13,79		4	Tarso (S)
LE1		35,61	18,43	14,70	12,54	8,97	12,97		5	Tarso (S)
LE2*	El Cuervo	40,85	19,68	16,94	12,69	10,44	17,04	9,40	1	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	32,14	15,92	16,18	11,16	9,14	15,66	8,51	2	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	36,37	19,17	17,27	11,98	9,79	18,09	9,89	3	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	32,36	16,95	13,90	11,74	9,11	18,56	8,78	4	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	34,04	18,23	14,42	11,81	9,53	11,66	8,20	5	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	32,18	15,33		10,42		13,02		1	Tarso (D)
LE2*	El Cuervo	33,10	17,94	15,84	12,06				2	Tarso (D)

<b>LE2*</b>	El Cuervo	43,50	18,94	16,42	12,71	10,39	14,83	11,16	3	Tarso (D)
<b>LE2*</b>	El Cuervo	37,92	19,15		13,32		16,87	10,55	4	Tarso (D)
<b>LE2*</b>	El Cuervo	36,97	20,22	18,16	15,51	10,68		9,94	5	Tarso (D)
<b>LE2*</b>	El Cuervo	32,11	15,11	14,99	10,42	10,56		10,40	1	Tarso (S)
<b>LE2*</b>	El Cuervo	29,02	19,32	17,63	12,30				2	Tarso (S)
<b>LE2*</b>	El Cuervo	30,23	16,36		11,37		14,70		3	Tarso (S)
<b>LE2*</b>	El Cuervo	35,70	18,54		12,41	11,44		11,42	4	Tarso (S)
<b>LE2*</b>	El Cuervo	37,82	19,54	14,49	15,02	10,83		9,78	5	Tarso (S)



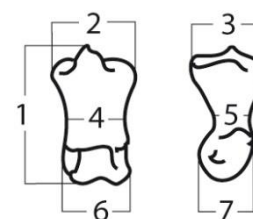
**Figura 191. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal proximal de la primera falange. El código que aparece en las gráficas de los individuos actuales indica el dedo al que pertenece la falange (1-5) si la extremidad es derecha o izquierda (D o S) y si pertenece al carpo o al tarso (C o T).**

El problema de las falanges es que existe una variación dentro del mismo individuo, ya que las falanges pueden pertenecer tanto al carpo como al tarso. Al medir los actuales hemos señalado a que dedo pertenecía cada falange. Se ha representado por separado ambos individuos. El Cuervo presenta patologías en todas las primeras falanges, mientras que el montado solamente en los quintos dedos del carpo (carecía de la primera falange del cuarto dedo derecho). En el caso del esqueleto montado, se separan muy bien las primeras falanges del carpo y del tarso, siendo más grandes las del carpo, al contrario de como sucede con los metápodos. Los quintos dedos son más robustos. En el caso de las primeras falanges del tarso, se observa que las de las extremidades contrarias tienen tamaños muy semejantes, y que los dedos más gráciles son el 1, 2 y 3, siendo el 4 y el 5 los más robustos. En el carpo encontramos más variación, no tanto de tamaño, pero sí de anchura. En el caso de El Cuervo, se observa que las medidas de las falanges del carpo y del tarso se encuentran entremezcladas, quizás debido a la presencia de patologías.

Al agrupar estos datos con los del resto de individuos medidos, lo primero que se observa los actuales se sitúan entre los más pequeños junto a las hembras de La Canal Fuerte, Somiedo y Tarelo. Las más grandes pertenecen a machos de La Canal Fuerte, Somiedo y Pala Paleira. Los machos de Cuetu Blanco y Purruñal se encuentran por el medio. El problema de las falanges es la conjunción de la variación que presentan las falanges de un mismo individuo y junto con el desconocimiento de a que dedo y extremidad pertenecen.

#### 1.4.20. Segunda falange

(1) Longitud; (2) diámetro transversal proximal; (3) diámetro anteroposterior proximal; (4) diámetro transversal de la diáfisis mínimo; (5) diámetro anteroposterior de la diáfisis; (6) diámetro transversal distal; (7) diámetro anteroposterior distal.



**Figura 192. Medidas tomadas en la segunda falange.**

**Tabla 76. Medidas de la segunda falange de *U. arctos*. \* = patológico.**

Cueva	Sigla	1	2	3	4	5	6	7	Dedo	Extremidad
CB	CB-020				10,75	7,35	14,73	11,58		
CB	CB-021				10,26	6,73	13,42	9,84		
CB	CB-022				10,98	8,02	15,02	11,68		
CB	CB-023				10,43	7,12	13,06	9,01		
CB	CB-024				11,22	7,60	14,05	11,05		
CB	CB-025	24,87	15,16	13,05	11,53	7,97	13,50	10,17		
CB	CB-026				10,16	7,40	11,35	9,01		
CB	CB-027				10,82	7,57	15,75	11,81		

<b>CB</b>	CB-028				10,86	7,51	14,67	10,75		
<b>CB</b>	CB-029				10,67	7,60	15,78	11,74		
<b>CF</b>	LCF-108	30,33	15,45	14,24	11,58	7,10	13,62	11,87		
<b>CF</b>	LCF-109	36,44	19,04	15,31	12,83	8,46	16,03	12,66		
<b>CF</b>	LCF-110	29,38	14,39	14,11	11,37	7,46	13,91	11,45		
<b>CF</b>	LCF-111	22,53	13,76	10,27	11,70	7,35	12,97	10,07		
<b>CF</b>	LCF-112	27,71	14,91	13,11	11,77	8,01	13,76	11,93		
<b>CF</b>	LCF-113	33,52	16,78	15,64	11,90	8,81	14,80	12,22		
<b>PP</b>	SIPA-9	23,02	13,48	11,70	11,46	8,27	12,83	9,72		
<b>PP</b>	SIPA-77	25,14	16,23	14,49	11,93	8,42	14,07	9,96		
<b>PP</b>	SIPA-78	27,30	15,44	13,94	10,91	7,05	13,11	10,30		
<b>PP</b>	SIPA-79	29,17	16,26	15,10	11,90	8,67	14,80	12,82		
<b>PP</b>	SIPA-80	33,00	16,18	15,78	11,67	8,14	15,10	12,40		
<b>PP</b>	SIPA-81	31,91	16,33	15,43	11,27	7,52	15,03	12,82		
<b>PP</b>	SIPA-82	33,53	16,23	15,38	10,55	7,26	14,92	11,73		
<b>PP</b>	SIPA-83	32,50	16,38	15,43	11,16	7,90	14,85	12,20		
<b>PU</b>	Pur-Lu-35	22,25	17,28	13,64	11,72	7,91	13,55	10,27		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-17	37,16	19,05	14,04	11,99	9,23	13,76	8,88		
<b>SO</b>	SH5-98-V29-008	41,33	19,30	16,30	13,33	10,15	15,92	10,23		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-086	46,87	21,29	18,46	14,56	10,48	17,26	12,45		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-31	42,62	18,54	14,86	11,62	8,93	14,66	9,87		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-8	40,80	17,48	15,65	17,60	9,96	14,56	10,44		
<b>SO</b>	SH5-98-S28	42,48	21,55	16,76	13,85	10,16	16,51	10,44		
<b>SO</b>	SH5-98-V29-012	35,29	17,20	15,20	11,81	10,26	15,10	8,91		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-085	55,24	20,79	17,72	12,54	10,78	17,03	12,65		
<b>SO</b>	SH5-97-U29-077	37,69	18,10	14,63	10,98	8,81	13,67	8,75		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-087	48,57	22,82	18,61	15,15	11,06	17,51	12,26		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-077	42,58	21,57	16,86	14,00	10,36	15,82	10,30		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-10	41,23	17,73	14,46	11,40	9,20	14,18	10,15		
<b>SO</b>	SH5-98-S28	40,02	19,86	16,36	13,33	10,70	15,81	10,44		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-29	35,40	16,67	13,22	10,48	8,86	12,63	8,73		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-050	39,78	19,46	15,88	13,26	10,33	15,62	10,42		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-3	36,79	15,33	12,51	9,39	8,30	11,85	8,84		
<b>SO</b>	SH5-97-U29-25	42,73	18,17	14,57	12,25	9,09	14,79	10,21		
<b>SO</b>	SH5-98-S28	47,24	20,50	18,11	14,60	10,80	16,78	12,38		
<b>SO</b>	SH5-98-U30-061	38,90	19,74	14,56	12,25	9,90	14,83	9,09		
<b>SO</b>	SH5-98-V29-015	35,89	17,24	15,12	12,67	9,76	14,66	8,73		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-22	47,28	16,95	13,69	9,77	8,87	13,34	10,61		
<b>SO</b>	SH5-97-V29-30	40,63	19,47	14,78	12,26	9,75	14,51	10,34		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-039	43,07	22,03	17,39	14,21	10,07	15,66	10,25		
<b>SO</b>	SH5-98-U29-103	41,89	21,22	16,67	13,49	10,31	15,03	10,17		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-051	42,68	20,85	17,72	13,73	10,29	15,77	10,74		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-043	41,50	18,14	14,50	11,28	9,71	14,41	10,37		
<b>SO</b>	SH5-98-T29-093	47,42	17,30	14,11	9,69	9,12	13,51	10,40		
<b>SO</b>	SH5-97-U29	36,29	16,28	14,09	11,28	9,01	13,14	8,83		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-021	39,41	19,49	16,86	12,71	10,41	14,50	10,51		
<b>SO</b>	SH5-98-S28-042	39,36	19,79	16,89	12,91	10,64	14,30	10,81		
<b>SO</b>	SH5-98-S28	49,80	23,66	18,46	15,90	11,12	17,19	11,54		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-12	41,18	19,53	15,08	12,33	9,56	14,61	10,19		
<b>SO</b>	SH5-97-T29-092	42,69	19,76	14,86	13,19	9,09	14,72	10,03		
<b>TA</b>	TA-115	21,37	15,51	13,40	11,37	7,83	12,30	9,32		
<b>TA</b>	TA-Lu-c-15	22,57	14,98	12,65	10,58	6,99	12,71	9,78		
<b>TA</b>	TA-Lu-c-16	20,35	14,81	12,61	11,46	7,24	12,21	11,05		
<b>VA</b>	VA/87/16F/34	29,87	17,16	13,29	12,32	7,27	14,77	12,51		
<b>LE1</b>		28,97	15,49	15,15	11,54	8,69	14,53		2	Carpo (D)
<b>LE1</b>		29,00	15,72	15,62	12,06	10,85	14,87	11,57	3	Carpo (D)
<b>LE1</b>		29,79	16,12		11,47		15,38		5	Carpo (D)
<b>LE1</b>		28,80	16,07	14,40	11,57	9,16	14,38	11,85	2	Carpo (S)
<b>LE1</b>		27,21	15,05	14,69	11,36	9,23	14,41	10,96	3	Carpo (S)
<b>LE1</b>		28,33	16,24	14,50	11,87	8,44	14,95	12,32	4	Carpo (S)
<b>LE1*</b>		26,22	18,77	17,87	14,16	10,36	15,62	12,43	5	Carpo (S)
<b>LE1*</b>		19,01	14,49	13,49	11,81	7,55	12,42	9,85	2	Tarso (D)
<b>LE1</b>		21,55	14,65		10,95		12,11		3	Tarso (D)



LE1		23,15	14,60	13,36	9,94	8,33	11,78	10,75	4	Tarso (D)
LE1*		19,88	15,63		12,61		12,93		5	Tarso (D)
LE1		22,69	14,26		9,73		12,41		3	Tarso (S)
LE1		22,98	14,63		9,69		12,70		4	Tarso (S)
LE1		20,73	14,08	12,46		9,15		10,14	5	Tarso (S)
LE2*	El Cuervo	23,75	16,22	14,26	11,42	9,06	13,47	10,27	2	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	29,71	16,03	15,08	11,39	8,42	13,17	10,11	3	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	24,21	16,18	14,10	9,77	7,13	12,64	9,66	4	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	21,36	16,07	13,62	11,45	7,64	13,82	9,71	5	Carpo (D)
LE2*	El Cuervo	21,73							2	Tarso (D)
LE2*	El Cuervo	29,91	16,85	15,94	11,59	9,14	13,33	11,04	3	Tarso (D)
LE2*	El Cuervo	28,21	15,88	13,51	11,09	9,27	13,32	11,01	4	Tarso (D)
LE2*	El Cuervo	25,29			15,02	9,37	13,36	10,32	5	Tarso (D)
LE2*	El Cuervo								2	Tarso (S)
LE2*	El Cuervo	29,25	15,90	14,32	10,98	7,89	13,24	10,73	3	Tarso (S)
LE2*	El Cuervo	24,89	18,01	14,75	11,62	8,64	14,89	10,35	4	Tarso (S)
LE2*	El Cuervo		16,76	14,34	10,09	10,63	14,10		5	Tarso (S)

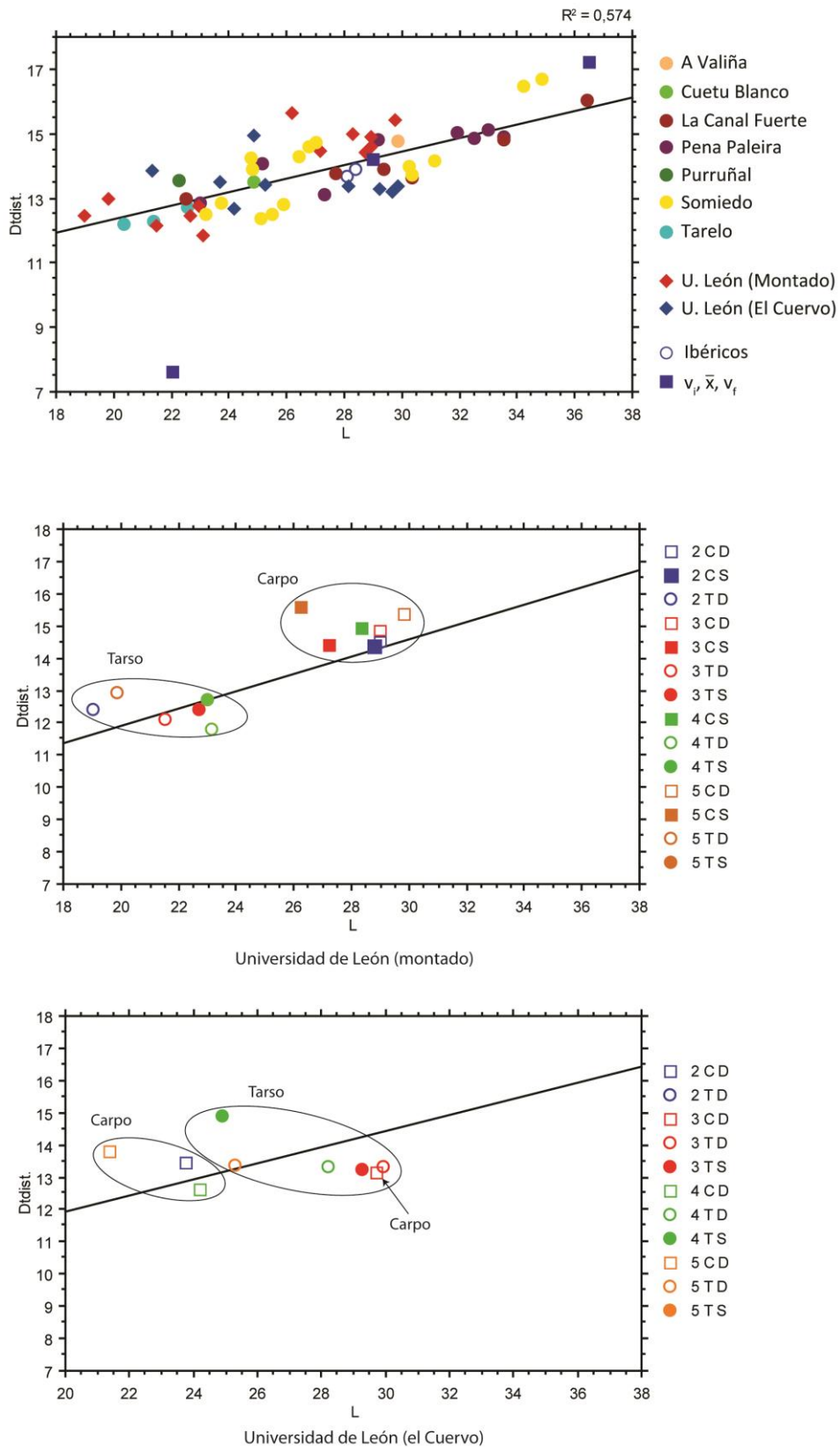


Figura 193. Gráfica bivariada de la longitud frente al diámetro transversal distal de la segunda falange. El código que aparece en las gráficas de los individuos actuales indica el dedo al que pertenece la falange (2-5) si la extremidad es derecha o izquierda (D o S) y si pertenece al carpo o al tarso (C o T).

Cuando analizamos los individuos actuales en busca de algún patrón de tamaño según la extremidad a la que pertenezcan, obtenemos resultados contrapuestos. En el individuo montado, presentaba menos patologías (sólo en el quinto dedo del carpo izquierdo, en los dedos 2 y 5 del tarso derecho) que El Cuervo (que presenta patologías en todas las segundas falanges). En el individuo montado se separan perfectamente las falanges pertenecientes al carpo y al tarso, siendo las del carpo más largas y robustas. En el caso de El Cuervo lo que son más pequeñas son las segundas falanges del carpo, aunque una de estas cae con las del tarso. Al juntar estos datos con los de los fósiles nos encontramos que las más pequeñas pertenecen a Tarelo, La Canal Fuerte y sorpresivamente a Purruñal, pero no es algo demasiado raro debido a la propia variación de la segunda falange. Las más grandes y pertenecientes a machos son de Somiedo, La Canal Fuerte y Pena Paleira. Los actuales se sitúan junto a las hembras.

#### 1.4.21. Tercera falange

(1) Longitud; (2) altura; (3) diámetro transversal; (4) altura de la articulación; (5) diámetro transversal de la articulación.

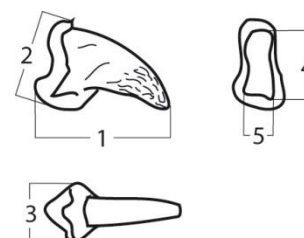
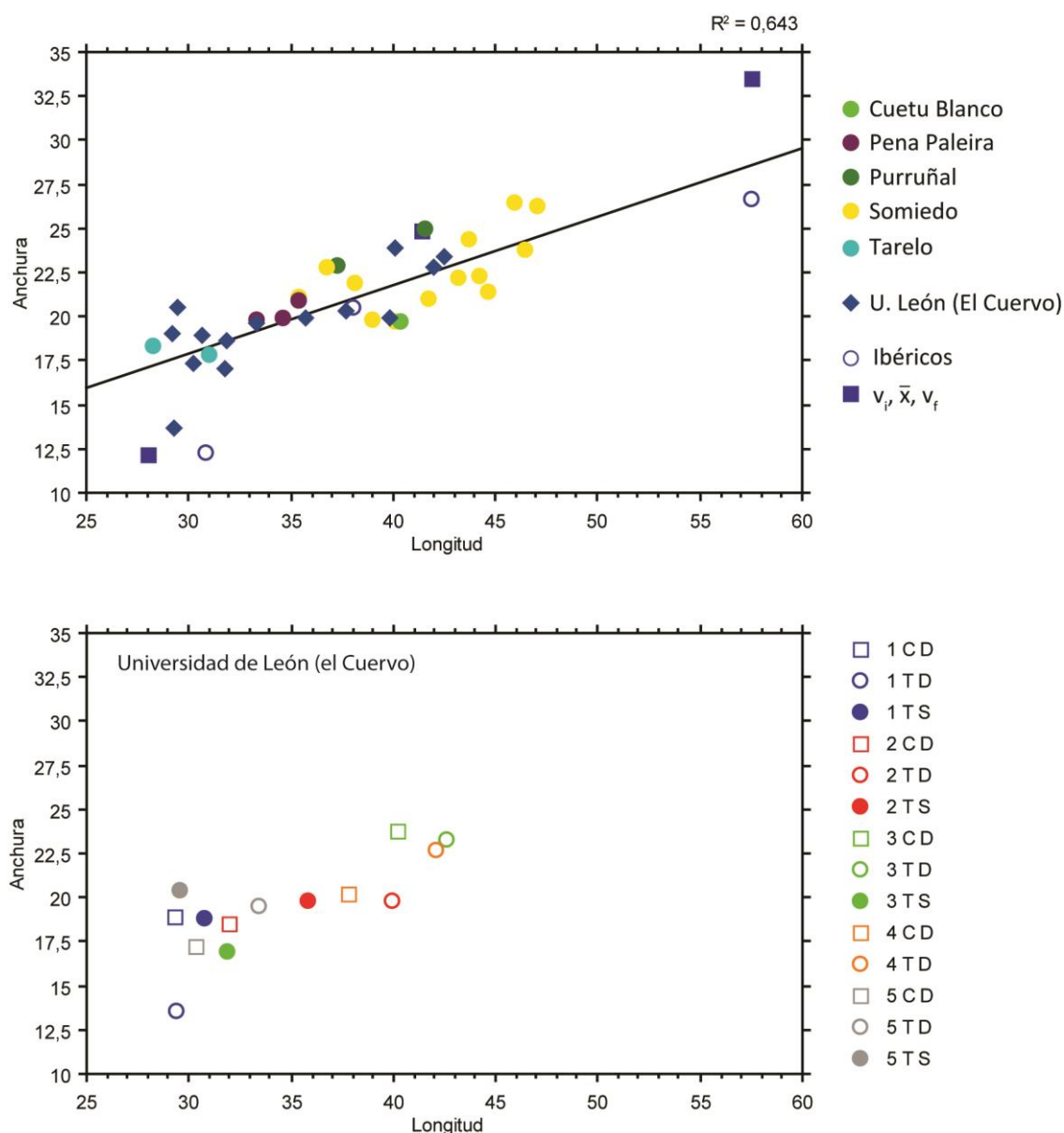


Figura 194. Medidas de la tercera falange.

Tabla 77. Medidas de las terceras falanges de *U. arctos*. \* = patológico.

Cueva	Sigla	1	2	3	4	5
CB	CB-017	40,33	19,75	14,03	13,37	10,40
CB	CB-018		21,22	15,24	13,63	12,27
CB	CB-019		21,88	14,45	14,05	11,02
CF	LCF-103		23,57	13,38	14,08	11,40
CF	LCF-104		21,01		11,52	9,54
CF	LCF-105		20,31		12,59	10,06
CF	LCF-106					11,08
CF	LCF-107		19,25	13,18	10,97	11,53
PP	SIPA-147	35,40	20,92	12,39	14,77	11,76
PP	SIPA-148	34,59	19,90	13,25	14,92	10,83
PP	SIPA-149	33,34	19,82		12,37	
PP	SIPA-150	33,88				
PP	SIPA-151		23,16	14,48	15,78	12,74
PP	SIPA-152		19,59	12,98	14,91	11,7
PP	SIPA-153				15,79	11,94
PU	Pur-Lu-36	37,29	22,87	15,39	15,74	13,19
PU	Pur-Lu-37	41,57	24,94	16,26	14,53	13,65
SO	SH5-97-U29-24		21,83	12,73	12,81	11,87
SO	SH5-98-S28-079	36,73	22,76	14,56	14,32	12,47
SO	SH5-98-T30-003		22,58	13,27	12,58	12,53
SO	SH5-98-S28-103	47,06	26,3	16,54	15,43	14,99
SO	SH5-97-U29	44,64	21,37	13,30	13,08	12,61
SO	SH5-98-S28		21,15	15,31	13,65	12,35
SO	SH5-98-S28	35,34	21,16	15,30	13,50	11,93
SO	SH5-97-T29-16	41,73	21,00	12,64	13,04	11,80
SO	SH5-97-T29	43,21	22,19	13,17	13,28	12,32
SO	SH5-98-S28	38,16	21,91	15,35	14,68	13,23

SO	SH5-97-T29-19	44,24	22,30	13,18	13,14	13,21
SO	SH5-98-U28-012		19,95	13,92	13,42	12,44
SO	SH5-98-S28-045		22,80	15,02	14,69	13,05
SO	SH5-98-U30-009	46,46	23,75	14,09	14,28	13,01
SO	SH5-98-S28	43,74	24,35	16,54	15,54	15,23
SO	SH5-97-T29-30	39,02	19,84	13,02	11,93	11,88
SO	SH5-98-U30-044		21,12	13,71	12,26	10,34
SO	SH5-98-S28-105		21,69	14,12	12,43	10,98
SO	SH5-98-S28	45,90	26,48	16,35	15,15	14,46
SO	SH5-97-U29	40,07	19,74	13,01	12,90	11,42
SO	SH5-97-T29-20		19,01	11,87	11,73	10,62
TA	TA-Lu-c-17	31,04	17,87	13,05	14,74	10,56
TA	TA-Lu-c-18	28,22	18,35		13,67	9,94
VA	VA87/14D/74		26,09	16,21	16,08	13,73
VA	VA88/16E/231		24,23	15,39	14,87	13,51
LE2*	El Cuervo	29,29	18,97	13,89	14,55	11,57
LE2*	El Cuervo	31,97	18,52	20,30	9,38	11,67
LE2*	El Cuervo	40,21	23,81	14,53	12,54	12,67
LE2*	El Cuervo	37,76	20,23	16,60	13,84	10,61
LE2*	El Cuervo	30,28	17,20	18,32	9,38	10,77
LE2*	El Cuervo	30,76	18,83	15,21		
LE2*	El Cuervo	35,85	19,84			
LE2*	El Cuervo	31,82	16,93	17,23		
LE2*	El Cuervo	29,58	20,42	14,22		
LE2*	El Cuervo	29,35	13,59	13,23		
LE2	El Cuervo	39,91	19,86	14,59		
LE2	El Cuervo	42,58	23,33	14,43		
LE2	El Cuervo	42,09	22,73	15,33		
LE2	El Cuervo	33,44	19,55	14,64		



**Figura 195.** Gráfica bivariada de la longitud frente a la anchura de la tercera falange. El código que aparece en las gráficas del individuo actual indica el dedo al que pertenece la falange (1-5) si la extremidad es derecha o izquierda (D o S) y si pertenece al carpo o al tarso (C o T).

Dentro del mismo individuo, El Cuervo, se observa que los tamaños se entremezclan, siendo quizás más pequeña la tercera falange del primer dedo, y las más grandes las de los dedos 3 y 4. Como veíamos en las otras dos falanges, en este individuos se mezclan los tamaños de los distintos dedos, por lo que quizás aquí nos encontramos con lo mismo y existe cierta diferencia entre las terceras falanges del carpo y del tarso

Al analizar todas las medidas de forma conjunta, vemos que nuestra muestra carece de individuos de gran tamaño, por lo que posiblemente nos encontremos con hembras o machos más pequeños, en comparación a los datos de de Torres Pérez-Hidalgo (1984). Como en las otras falanges, el macho de Purruñal cae en la mitad de la muestra, donde también caen los restos de Somiedo y el juvenil de Cuetu Blanco. En la parte baja de la distribución nos encontramos a los individuos de Tarelo y Pena Paleira. El macho actual también se encuentra

en esta parte, aunque como hemos visto la variación de todas las terceras falanges de este individuo es grande, lo que es extrapolable para el resto.

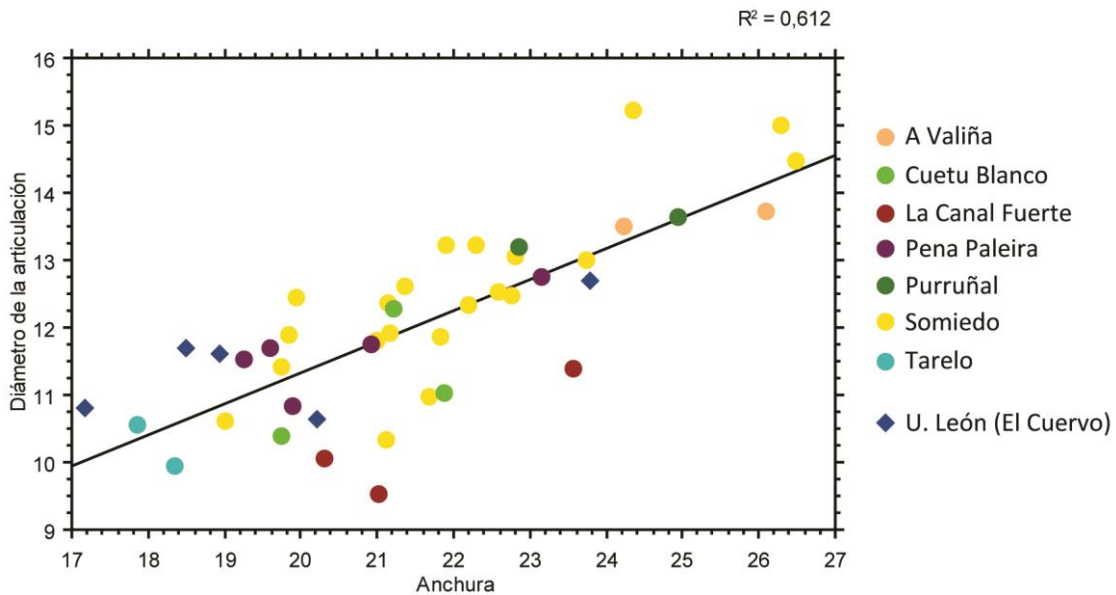


Figura 196. Gráfica bivariada de la anchura frente al diámetro de la articulación de la tercera falange.

Para estas medidas no tenemos la referencia de otros restos ibéricos. Si tomamos como referencia los resultados de la gráfica anterior, Purruñal se encontraría en el medio, por lo que podríamos considerar muchos los restos que se encuentran a su derecha, como pueden ser los de A Valiña y Somiedo. Junto a Purruñal también aparecen Pena Paleira y La Canal Fuerte. Hacia abajo se encontrarían Tarelo, Somiedo, La Canal Fuerte, Pena Paleira y el individuo actual. Junto a estas, y también en la parte baja de la distribución, aunque de mayor tamaño aparecen las terceras falanges del juvenil de Cuetu Blanco.

## I. 5. Bibliografía

- Couturier, M. A. J. (1954). *L'Ours Brun. Ursus Arctos L.* (M. Couturier, Ed.). Grenoble.
- De Torres Pérez-Hidalgo, T. J. (1984). *Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Península Ibérica*. Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas.
- Grandal-d'Anglade, A. (1993). *El Oso de las Cavernas en Galicia: el yacimiento de Cova Eirós*. Universidade da Coruña.
- Mowat, G., & Heard, D. C. (2006). Major components of grizzly bear diet across North America. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 473–489. <http://doi.org/10.1139/Z06-016>
- Tsoukala, E., & Grandal-d'Anglade, A. (2002). Systeme de mesures sur le squelette d'ursidae. In T. Tillet & L. R. Binford (Eds.), *L'Ours et l'Homme. Actes du Colloque d'Auberives-en-Royans, 1997* (pp. 265–287). Liège: Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liege.
- Weinstock, J. (2009). Epiphyseal Fusion in Brown Bears : A Population Study of Grizzlies (*Ursus arctos horribilis*) from Montana and Wyoming. *International Journal of Osteoarchaeology*, 19, 416–423. <http://doi.org/10.1002/oa>

## ANEXO II

### II.1. Haplotipos

#### ARLU-42, SIPA-2

TCGTGCATTAATGGCGTGCCCCATGCATATAAGCATGTACATATTGTGCTTGGTCTTACATGAGGACCTA  
CGTTCCAAAAGCTTGTITTAGGTGTATAGTCTGCAAGCATGTATTTCACTTAGTCCG

#### PUR-LU-9, PUR-LU-75, SIPA-1, SIPA-166, SIPA-61, SIPA-190, TA-176, Ta-Lu-C-60, LOME-1, SH5-98-S28-082, SH5-98-S28-095, SH5-97-V29-1, SH5-S29-002, CGLL-051, LCF-96-025, PUR-015, RT-001, CB-015

TCGTGCATTAATGGCGTGCCCCATGCATATAAGCATGTACATATTGTGCTTGGTCTTGCATGAGGACTTA  
CGTTCCAAAAGTTTGTTCAGGTGTATAGTCTGTAAGCATGTATTTCACTTAGTCCG

#### SH5-97-U29-59, SH5-97-U28-7

TCGTGCATTAATGGCGTGCCCCATGCATATAAGCATGTACATATTGTGCTTGGTCTTGCATGAGGACTT  
ACGTTCCAAAAGTTTGTTCAGGTGTATAGTCTGTAAGCATGTATTTCACTTAGTCCG

#### CGLL-050, LCF-158

TCGTGCATTAATGGCGTGCCCCATGCATATAAGCATGTACATATTGTGCTTGGTCTTGCATGAGGACTTA  
CGTTCCAAAAGTTTGTTCAGGTGTATAGTCTGTAAGCATGTATTTCACTTAGTCCG

#### CALE-1

TCGTGCATTAATGGCGTGCCCCATGCATATAAGCATGTACATATTGTGCTTGGTCTTACATAAGGACTTA  
TGTTCCGAAAGCTTATTTCAAGGTGTATGATCTGTAAGCATGTATTTCACTTAGTCCG

#### UA141

GGAGTGTGTTTAATTCTACAGATTCTAACAGGCCTATTTCTAGCCATACACTATACATCAGACACAACCA  
CAGCTTTTTTCATCAGTCACCCACATTTGCCGAGACGTTCACTACGGATGAGTTATCCGATATATACATGC  
AAATGGAGCCTCCGTGTTCTTTATCTGCCTATTCATGCACGTAGGACGGGGCCTGTACTATGGCTCATA  
CCTATTCTCAGAAACATGAAACATTGGCATTATTCTCCTATTTACAGTTATAGCCACCGCATTATAGGAT  
ATGTCCTACCCTGAGGCCAAATGTCCTTCTGAGGAGCAACTGTCATCACCAATCTACTATCGGCCATTCC  
CTATATCGGAACGGACCTGGTAGAATGAATCTGAGGGGGCTTTCCGTAGATAAGGCGACTCTAACAC  
GATTCTTTGCTTTCCACTTTATTCTCCCGTTCATCATCCTAGCACTAGCAGCAGTCCACCTATTGTTCTTAC  
ACGAAACAGGATCCAACAACCCCTCTGGAATCCCATCTGACTCAGACAAAATCCCATTCATCCATACTA  
TACAATTAAGGATATTCTAGGCGCCCTACTTCTACCCTAGCCTTAGCAACCCTAGTCCTATTCTTGCCCG  
ACTTACTAGGAGACCCTGATACTATACCCCGCAAATCCTCTGAGCACCCACCCACATCAAACCCGA  
GTGGTACTTTCTATTTGCCTACGCTATCCTACGATCCATCCCTAATAAACTAGGAGGAGTACTAGCACTA  
ATTTTCTCCATTCTAATCCTAGCCATCATTCCTCTTCTACACACGTCCAAACAACGAGGGATGATATTCGG  
GCCCCTAAGCCAATGCCTATTTTGACTTCTAGTAGCAGACCTACTAACACTAACATGAATTGGAGGACA  
ACAGTAGAACATCCCTTCATCATTATCGGACAACCTAGCCTCCATTCTCTACTTTACAATCCTCCTAGTAC  
TTATACCCATTGCTGGAATTATTGAAAACAACCTCTTAAAGTGGAGAGTCTTTGTAGTATAACAATTACC  
TTGGTCTTGTAAGCCAAAACGAGGAATATCTACCCTCCCTAAGACTCAAGGAAGAAGCAACAGCTCCA  
CTATCAGCACCCAAAGCTAATGTTCTATTTAACTATTCCTGGTACATACTACTATTTTACCCCGCTCC



TATTTATTTTCATATATACCATCTTATGTACTGTACCATCACAGTATGTCCTCGAATACTTTTTCCCCCCTA  
TGTATATCGTGCATTAATGGCGTGCCCCATGCATATAAGCATGTACATATTGTGCTTGGTCTTACATGAG  
GACTTACGTTCCAAAAGCTTGTTCAGGTGTATAGTCTGTAAGCATGTATTTCACTTAGTCCGGGAGCTT  
AGTCACCAGGCCTCGAGAAACCAGCAATCCTTGCGAGTACGTGTACCTCTTCTCGCTCCGGGGCCCATGA  
AGTGTGGGGGTTTCTATGTTGAAACTATACCTGGCATCTGGTTCTTACCTCAGGGCCATGACAGCTCTA  
GATTCCAATCCTACTAACCCCTTCAAATGGGACATCTCGATGGACTAATGGCTAATCAGCCCCAT

**MZB 82-7388**

TACATATTATGCTTGGTCTTACATGAGGACCTACGTTCCAAAAGTTTGTTCAGGTGTATAGTCTGTAAG  
CATGTATTTCACTTAGTCCGGGAGCTTAGTCACCAGGCCTCGAGAAACCAGCAATCCTTGCGAGT

**II.2. Árboles filogenéticos**

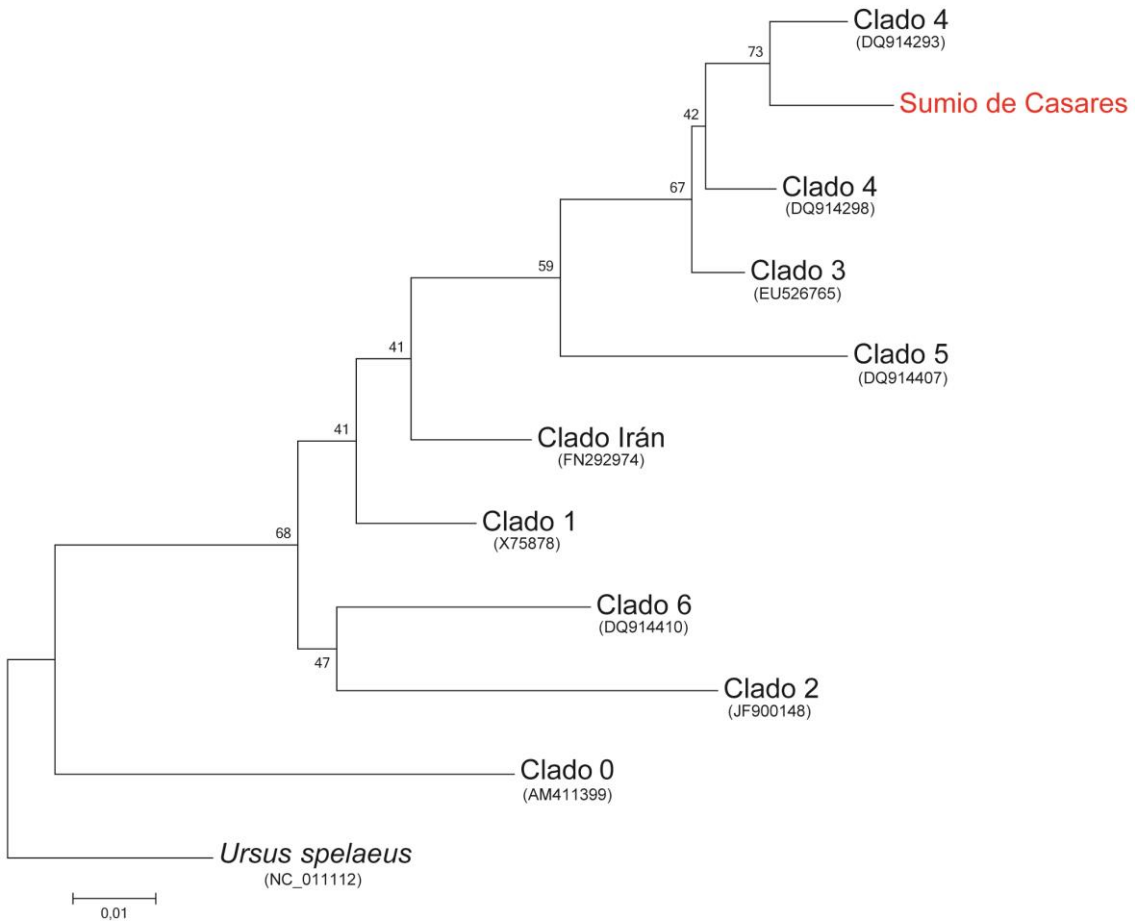


Figura 1. Arbol filogenético Neighbor-Joining en el que se sitúa a Sumio de Casares dentro del Clado 4.

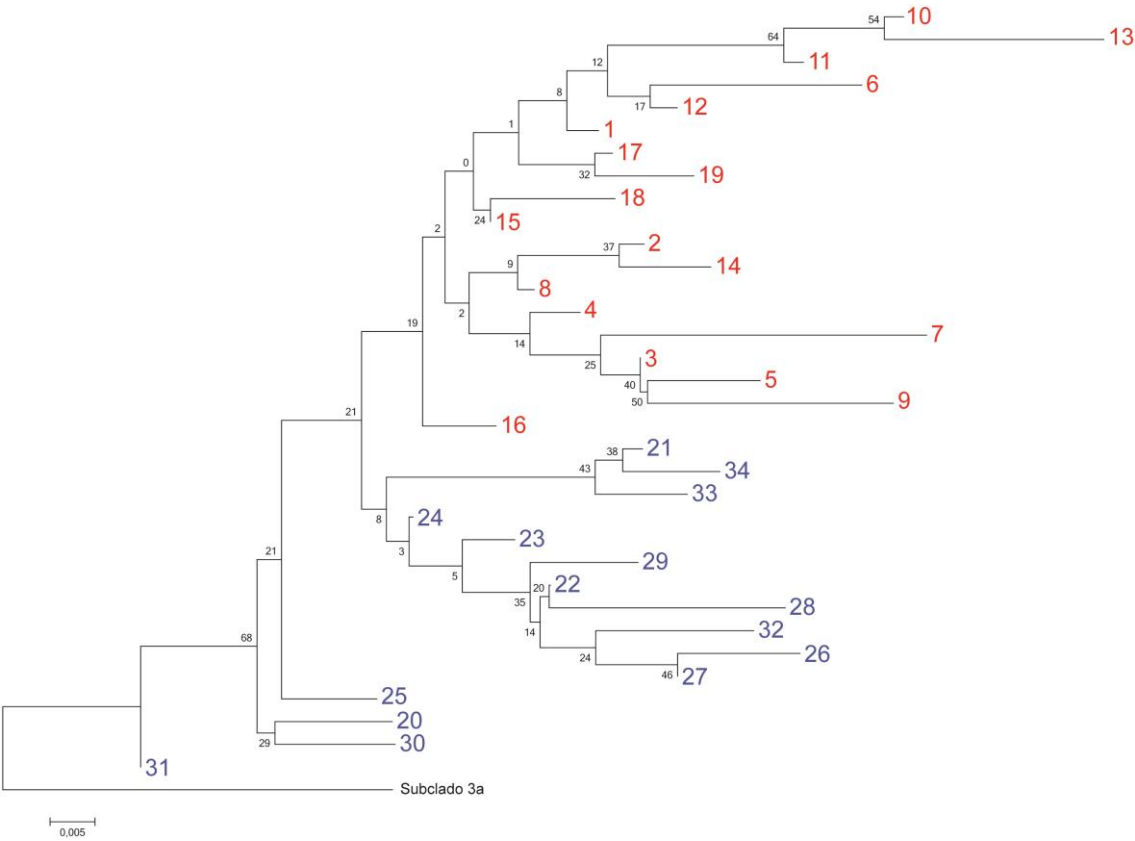


Figura 2 Árbol filogenético Neighbor-Joining del Clado 1. En rojo los pertenecientes al clado 1a, y en azul los demás.

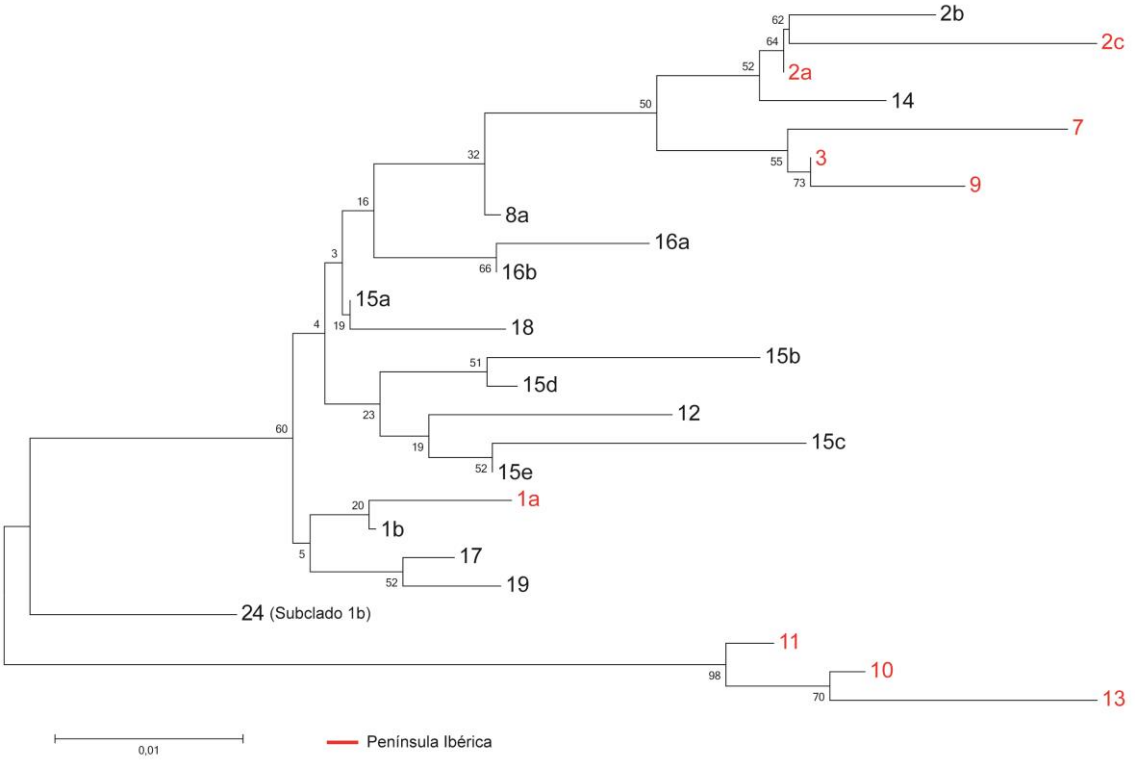


Figura 3. Árbol filogenético Neighbor-Joining de las secuencias cortas del subclado 1<sup>a</sup>. En rojo los haplotipos que se encuentran en la Península Ibérica.

